INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE
PARIS - GRIGNON
CHAIRE D'AGRICULTURE
CENTRE DE GRIGNON

annales de zoologie écologie animale

Trimestriel

1977

Vol. 9 . N° 4

inra

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

4) 601-753 (1977)

AZEA9.4

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, 75007 PARIS, Tél. : 551-41-09.

Directeur général : R. FÉVRIER

Directeur général adjoint : J. POLY

Inspecteurs généraux : E. BILIOTTI, R. BOUCHET, P. BOUVAREL, C. CALET, A. CAUDERON, G. FAUCONNEAU, G. JOLIVET, R. PÉRO.

Rédaction des Annales

Pour l'ensemble des Séries : J. POLY

Annales agronomiques.

— J. CHAUSSIDON, Chef du Département de Science du sol, C. N. R. A.
— L. GACHON, Chef du Département d'Agronomie, 63100 Clermont-Ferrand.
— M. HALLAIRE, Chef du Département de Bioclimatologie, C. N. R. A.

Annales de l'Amélioration des Plantes.

— M. RIVES, Chef du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes, I. N. R. A., 11, rue Jean-Nicot, 75007 Paris.

Annales de Phytopathologie.

— J. PONCHET, Chef du Département de Pathologie végétale, 06602 Antibes.

Annales de Zoologie - Écologie animale.

— E. BILIOTTI, Inspecteur général de la Recherche agronomique.

Annales de Zootechnie.

— A. RÉRAT, Chef du Département de Nutrition, C. N. R. Z.

Annales de Technologie agricole.

— P. DUPUY, Chef du Département de Technologie des Produits végétaux, 21034 Dijon Cedex.
— A. GUILBOT, Directeur scientifique du Centre de Recherches de Nantes, 44076 Nantes.
— B. L. DUMONT, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la Viande, C. N. R. Z.
— A. BOURDET, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la qualité des Blés, I. N. R. A., 16, rue Nicolas-Fortin, 75013 Paris.

Annales des Sciences forestières.

— P. BOUVAREL, Inspecteur général de la Recherche agronomique, Chef du Département de Recherches forestières, C. N. R. F.
— J. PARDÉ, Directeur de la Station de Sylviculture et de Production, C. N. R. F.

Annales de Génétique et de Sélection animale.

— P. MÉRAT, Directeur de la Station de Génétique factorielle, C. N. R. Z.
— B. VISSAC, Chef du Département de Génétique animale, C. N. R. Z.

Apidologie (Revue franco-allemande, co-édition I. N. R. A.-Deutscher-Imkerbund).

— J. LOUVEAUX, Directeur de la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux 91440 Bures-sur-Yvette.

Annales de Recherches vétérinaires.

— P. LARVOR, Directeur de la Station de Physiopathologie de la Nutrition, Theix, Saint-Genès. Champanelle, 63110 Beaumont.

Annales d'Hydrobiologie.

— J. LECOMTE, Chef du Département d'Hydrobiologie, C. N. R. A.

Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique. Pour les « Annales de Biochimie animale, Biochimie, Biophysique », Administration et secrétariat de la Rédaction à l'adresse suivante : Secrétariat des A. B. A. B. B., I. N. R. A., 78350 Jouy-en-Josas.

— C. THIBAULT, Directeur de Recherches à l'I. N. R. A., C. N. R. Z.

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION

Service des Publications de l'I. N. R. A., route de Saint-Cyr, 78000 VERSAILLES, Tél. : 950-75-22

annales de zoologie écologie animale

Trimestriel

1977

Vol. 9 . N° 4

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (4), 601-614.

Intervention de *Synnematium jonesii* (*Fungi-Imperfecti*) et d'*Aphytis cochereaui* (Hym. *Aphelinidae*) lors d'une pullulation de *Lepidosaphes beckii* (Hom. *Diaspididae*) dans les habitats ombragés de la Nouvelle-Calédonie

G. FABRES

Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer
Nouméa, B.P. A5, Nouvelle-Calédonie

Résumé

Au cours d'une phase de pullulation de la diaspine *Lepidosaphes beckii* Newman, induite par des facteurs d'ordre climatique, l'étude des mécanismes de régulation a pu être entreprise dans les habitats ombragés de la Nouvelle-Calédonie.

Deux organismes sont concernés : *Synnematium jonesii* Speare, champignon entomopathogène dont le développement est favorisé par le microclimat des habitats et *Aphytis cochereaui* de Bach et Rosen, espèce indigène récemment décrite.

S. jonesii se développe en même temps que la population de la cochenille. En présence de fortes densités du ravageur il tend vers son point de saturation et exerce un effet dépressif décisif qui aboutit à la rétrogradation des colonies du ravageur.

Au cours des périodes de latence *A. cochereaui* se maintient en nombres relativement importants sur une colonie de la cochenille réduite à de très faibles densités. Les taux de parasitisme sont élevés et l'*Aphytis* devient un facteur essentiel de la régulation du ravageur entre deux gradations successives.

Introduction

Dans le cadre d'une étude générale portant sur le pouvoir régulateur de facteurs biologiques tels que les parasites et les entomopathogènes, nous avons exposé dans une note antérieure les résultats obtenus dans cette voie en Nouvelle-Calédonie, au niveau des populations de *Lepidosaphes beckii* Newman observées en milieu découvert (Fabres, 1975).

L'agent responsable de la régulation étudiée était dans ce cas, le seul parasite : *Aphytis cochereaui* de Bach et Rosen, espèce récemment décrite (de Bach et Rosen, 1976 ; Fabres, 1977*a*).

Une étude du même type, poursuivie parallèlement en habitat ombragé, milieu caractéristique de l'agrumiculture calédonienne (Fabres, 1971) devait attirer notre attention sur l'existence d'un facteur supplémentaire, un entomopathogène : *Synnematium jonesii* Speare.

Les données recueillies au niveau des populations de *L. beckii* sur les interactions des deux principaux organismes en présence, *S. jonesii* et *A. cochereaui* font l'objet du présent article.

I. — *Conditions de l'étude*

A. *L'habitat.*

C'est un lambeau d'une forêt « hygrophile ripicole » (Virot, 1956) situé au lieu dit Yahoué à 15 km au nord de Nouméa. Une strate de grands arbres (*Elaeocarpus persicaefolius* Brongn, *Aleurites moluccana* (L.), *Albizzia granulosa* Benth.) assure un ombrage permanent à un peuplement d'agrumes très clairsemé. Le sol est recouvert d'une végétation herbacée fortement secondarisée à base de *Stachytarpheta indica* Vahl., *Lantana camara* L. et *Commelina nudiflora* L.

Il se différencie des habitats de type « découvert » précédemment étudiés (Fabres, 1975) par ses caractéristiques écologiques :

— Températures relativement plus basses dans la journée et moins fraîches la nuit.

— Hygrométries relatives généralement plus élevées ; effet tampon de l'ombrage en saison sèche.

— Meilleure rétention de l'eau dans le sol et meilleure physiologie de la plante-hôte.

— Stagnation des masses d'air.

Les événements climatiques de type « catastrophique » comme la sécheresse, qui sont ressentis dans toute leur ampleur dans les habitats découverts, sont ici nettement tempérés.

Nous nous sommes intéressés à un peuplement de limettiers (*Citrus aurantifolia* Christm.) largement dispersés sur une superficie de 15 à 20 ares. Ces arbres ne font l'objet d'aucune pratique culturale et sont exempts de traitements insecticides.

B. *Méthodes d'étude.*

Du fait de sa superficie restreinte et de l'unicité du peuplement végétal (arbres d'ombrage et agrumes), l'habitat est homogène. Certains éléments sont cependant source d'hétérogénéité et nous devons en tenir compte. Un ruisseau et un chemin de terre traversent le terrain et peuvent faire naître en certains points des conditions écologiques particulières.

Nous avons donc divisé l'ensemble du peuplement d'agrumes choisi pour l'échantillonnage (vingt arbres) en quatre lots distincts représentatifs des conditions locales : proximité ou éloignement du chemin et du ruisseau. Pour chaque lot, cinq arbres sont sélectionnés.

Les quatre biotopes de l'habitat sont exploités à tour de rôle à raison d'un biotope par semaine. L'ensemble de l'habitat est visité en l'espace d'un mois. A chaque visite hebdomadaire nous avons prélevé, comme précédemment, vingt-cinq feuilles à raison de cinq feuilles par arbre du lot. Le prélèvement se fait tout autour de la couronne à une hauteur correspondant au maximum du diamètre de la frondaison.

Les feuilles sont prises au hasard dans la masse des organes foliaires issus de la plus ancienne poussée de sève (un an au maximum dans les habitats ombragés). Le prélèvement des feuilles trop jeunes est systématiquement proscrit, ces dernières n'étant pas encore suffisamment colonisées par les cochenilles. La surface foliaire des vingt-cinq feuilles de l'échantillon est de 77 $dm^2 \pm 4{,}2$ au risque de 5 p. 100. Les

quatre prélèvements hebdomadaires sont groupés en un échantillon mensuel de cent feuilles correspondant à une surface foliaire de 308 $dm^2 \pm 16,8$.

Sur l'échantillon hebdomadaire de vingt-cinq feuilles, nous avons compté la totalité des cochenilles rencontrées. Les tables de vie dressées à partir des données ainsi obtenues font état du nombre des cochenilles vivantes, mortes, parasitées et mycosées.

Dans chacune de ces catégories nous avons opéré une distinction entre les différents stades de développement de la diaspine : 1er et 2e stades ; femelles jeunes, gravides et en phase de ponte ; pronymphes mâles, nymphes, adultes et boucliers vides.

Pour l'appréciation du rôle d'*A. cochereaui* au sein de la biocoenose, nous avons opéré un dénombrement détaillé des différents stades de développement du parasite trouvés sous le bouclier des femelles de *L. beckii* en période de ponte (stade hôte exclusif du parasite). Là encore nous utiliserons pour décrire l'évolution du parasitisme les termes précédemment définis de « parasitisme en cours » et de « parasitisme total » * (Fabres, 1975).

Les pourcentages de mycose et les densités de stades mycosés ne traduisent pas exactement l'impact du champignon entomopathogène au sein de la population hôte. Il faut tenir compte de l'accumulation sur le support végétal des stades mycosés et de l'impossibilité de différencier, comme pour les parasites, les actions entomopathogènes actuelles et achevées.

Du fait de la relative hétérogénéité de l'habitat et de la diversification de l'échantillonnage opérée, les résultats des comptages hebdomadaires ne seront pas utilisés tels quels ; les valeurs obtenues seront regroupées en données mensuelles.

II. — *Dynamique de la population hôte*

Les mécanismes responsables de la pullulation de *L. beckii* ont été analysés précédemment (Fabres, 1975). Ils font intervenir essentiellement des facteurs climatiques parmi lesquels la pluviométrie s'est révélée déterminante.

La période comprise entre février 1968 et mars 1970 s'est caractérisée par un déficit hydrique continu à peine entrecoupé de précipitations cycloniques passagères (février 1969).

Le retour à une pluviométrie abondante dès avril 1970 s'est accompagné de la pullulation brutale de nombreux organismes phytophages. Les populations de *L. beckii* ont atteint à cette époque le maximum de leur gradation (fig. 1 A).

Le passage de la longue période de sécheresse à une phase pluviométrique normale ne s'est pas fait de façon brutale : de mai à août 1969 (petite saison des pluies) et de janvier à avril 1970 (saison des pluies) la pluviométrie, tout en étant déficitaire, a marqué une nette augmentation en valeurs absolues. Ces deux phases climatiques transitoires, plus perceptibles en habitat ombragé, se traduiront au niveau des populations de la cochenille par des modulations secondaires dans le phénomène général de la gradation.

---

* Le premier correspond au développement des stades vivants du parasite (œufs, larves et nymphes). Le second fait intervenir outre les stades vivants, les manifestations d'un parasitisme achevé (trous de sortie, parasites morts, en cours de développement).

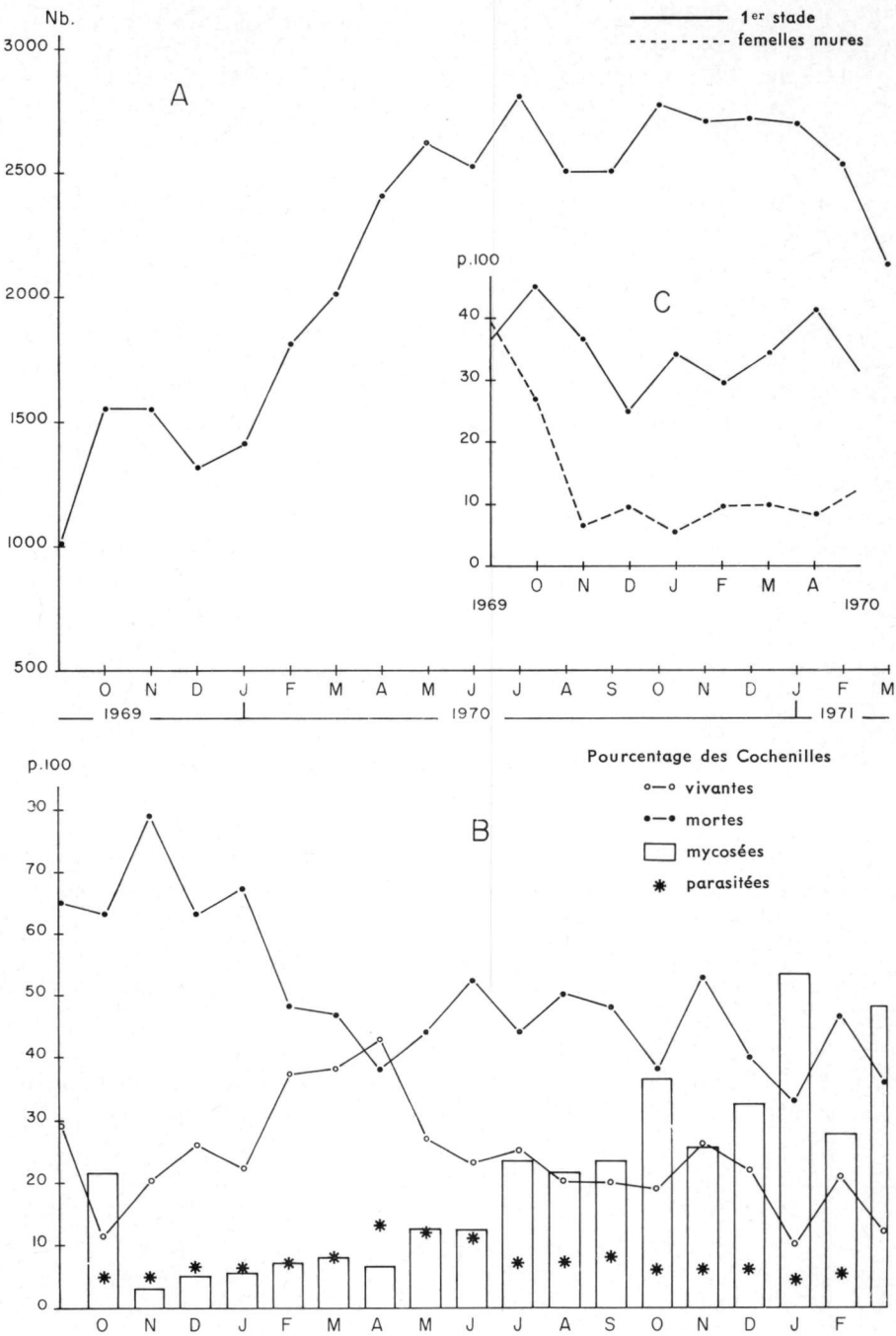


FIG. 1 A. — *Evolution du nombre total des cochenilles comptées sur l'échantillon mensuel pendant la durée de l'étude.*

FIG. 1 B. — *Evolution du pourcentage des cochenilles mortes, vivantes parasitées et mycosées répertoriées sur l'échantillon mensuel pendant la durée de l'étude.*

FIG. 1 C. — *Evolution du pourcentage des femelles mûres et des premiers stades dans la population vivante pendant les huit premiers mois de l'étude.*

Jusqu'en août 1969, les populations de *L. beckii* se maintiennent à un niveau numérique très faible. On comptabilise alors une moyenne globale de neuf cents cochenilles sur l'échantillon mensuel de cent feuilles. Ces chiffres modestes sont de plus assortis d'une très forte mortalité naturelle qui avoisine 95 p. 100. Les données de cette période ne sont pas portées sur la figure 1 A.

Dès le mois de septembre 1969, la densité des cochenilles amorce une augmentation progressive (fig. 1 A) tandis que la proportion des formes vivantes s'élève graduellement (fig. 1 B). En l'espace de 7 mois, le nombre des diaspines recensées chaque mois s'accroît considérablement pour atteindre des valeurs moyennes comprises entre deux mille cinq cents et deux mille huit cents individus en avril 1970. La croissance numérique de la population s'opère en deux phases : un début de gradation se manifeste en octobre 1969 ; il se ralentit et s'inverse en décembre 1969, janvier 1970 pour être relayé dès février 1970 par la phase principale du phénomène de pullulation.

En mai 1970 la population atteint son niveau maximum et se stabilise jusqu'en janvier 1971 à des valeurs de l'ordre de deux mille cinq cents individus par unité de prélèvement mensuel. A cette date, le mécanisme de régression de la pullulation s'amorce, avec réduction progressive du nombre total de diaspines récoltées périodiquement. Cette dernière phase amènera la population à un niveau numérique relativement bas, comparable à celui de la période de latence qui précède la gradation.

Pour une meilleure compréhension de l'exposé nous étudierons les différentes composantes de la population au cours des deux phases classiques des phénomènes de pullulation : l'augmentation du niveau de population de septembre 1969 à avril 1970 ou prograd ation ; le maintien d'un haut niveau stationnaire, puis la régression de celui-ci, d'avril 1970 à mars 1971 ou rétrogradation.

En phase de prograd ation, nous nous trouvons en présence de deux principales catégories d'individus : les cochenilles vivantes et les cochenilles mortes. Les diaspines parasitées ainsi que les formes mycosées sont très faiblement représentées (de 0 à 10 p. 100 de mycosées exception faite de la valeur aberrante d'octobre). Durant cette période, les fluctuations des pourcentages des cochenilles vivantes et mortes sont donc en rapports inverses l'une de l'autre et les courbes qui les représentent sont sensiblement symétriques (fig. 1 B).

Au début de l'étude (septembre 1969), en période de faible niveau numérique, la colonie se compose de 60 à 80 p. 100 de cochenilles mortes et de 10 à 30 p. 100 d'individus vivants, ce qui traduit une très faible vitalité de la population.

La phase de pullulation du ravageur, avec augmentation rapide de la densité de ses populations, se caractérise par une croissance régulière du pourcentage des cochenilles vivantes (de 10 p. 100 en octobre 1969, nous passons à 43 p. 100 en avril 1970). Ce phénomène traduit la mise en jeu des pleines potentialités biotiques de la cochenille.

Durant les phases de stabilisation et de rétrogradation, les variations des pourcentages de cochenilles mortes et vivantes ne sont plus symétriques, ce qui traduit l'intervention des facteurs de régulation.

Le taux de mortalité se stabilise autour de valeurs comprises entre 35 et 55 p. 100. De même, le taux de parasitisme est constant, et aucune variation d'ensemble ne l'affecte.

Dans le même temps, le pourcentage des cochenilles vivantes décroît régulière-

ment passant de 43 p. 100 en avril 1970 à 12 p. 100 en mars 1971. Un élément nouveau apparaît au cours de cette période : il s'agit de l'intervention de *S. jonesii* dont l'impact sur la colonie de *L. beckii* se traduit par la présence de cochenilles mycosées en proportion croissante : le taux varie de 7 p. 100 en avril 1970 à 53 p. 100 en janvier 1971 (fig. 1 B).

Au cours de la progradation, le jeu de la fécondité et de la mortalité naturelle est le seul responsable des fluctuations numériques enregistrées. Il est par conséquent intéressant de savoir comment se présente la colonie vivante pendant cette période d'initiation de la pullulation. Avant septembre 1969, lorsque les cochenilles manifestent une très faible vitalité, la population se compose essentiellement de femelles mûres (40 p. 100) qui représentent le stade de résistance aux facteurs physiques adverses du milieu. Dès septembre-octobre, la proportion des femelles mûres diminue (6 p. 100 en novembre) alors que, corrélativement, la proportion des jeunes stades augmente (45 p. 100 en octobre) (fig. 1 C). Ces fluctuations traduisent l'éclosion massive de jeunes larves et la mise en place de la première génération responsable de la pullulation. Celle-ci sera suivie en janvier et avril 1970 de deux autres sorties massives de jeunes larves respectivement issues des femelles de la génération I et II.

III. — *Facteurs responsables de ces fluctuations*

Jusqu'à avril 1970, les seuls facteurs en cause sont de nature climatique. La phase de latence qui précède la gradation est synchrone d'un déficit pluviométrique intense et d'une sécheresse exceptionnellement longue. La population vivante de *L. beckii* est réduite aux seuls stades résistants que sont les femelles mûres.

Dès le retour à des conditions pluviométriques plus clémentes (de mai à septembre 1969 la pluviométrie tout en restant déficitaire, croît en valeur absolue) ces femelles pondent ce qui provoque une augmentation de la densité totale (octobre-novembre 1969, fig. 1 A) avec rajeunissement de la colonie (fig. 1 C).

Deux mois plus tard (janvier 1970), et après un ralentissement passager du mécanisme de la gradation, les femelles issues de ces premiers stades pondent à leur tour provoquant une augmentation numérique de la population beaucoup plus importante que la première. C'est la phase principale de la gradation qui s'observe de janvier à avril 1970. La pullulation de *L. beckii* est donc la conséquence de l'intervention de conditions climatiques exceptionnelles qui agissent successivement comme un frein au développement de la diaspine, puis comme un révélateur de ses potentialités biotiques.

En phase de rétrogradation, plusieurs facteurs ne peuvent pas être tenus pour responsables de la régression des pourcentages des cochenilles vivantes au sein de la colonie (fig. 1 B) : le taux de mortalité naturelle se maintient à un niveau quasi constant avec une légère tendance à la baisse ; les pourcentages globaux de parasitisme restent sensiblement stationnaires. De même, on ne peut avancer un éventuel affaiblissement du potentiel de multiplication de la diaspine : les rapports entre jeunes stades et femelles mûres calculés tout au long de l'étude n'accusent aucune variation caractéristique. Par contre, étant donné le synchronisme entre diminution du pourcentage des cochenilles vivantes et augmentation de celui des cochenilles mycosées, on peut affirmer que le champignon entomopathogène est le principal initiateur du phénomène de rétrogradation. Des taux de parasitisme élevés en septembre-décem-

bre 1970, mis en évidence par une analyse détaillée (fig. 4), suggèrent une intervention complémentaire d'*A. cochereaui*.

Au cours de la phase qui précède la progradation l'action de l'agent entomopathogène est fort limitée. Au contraire la population du parasite *A. cochereaui* est importante relativement à celle du ravageur et les taux de parasitisme sont élevés (fig. 4). L'*Aphytis* se révèle être le facteur de régulation des phases de latence.

A. — *L'entomopathogène* S. Jonesii.

Le genre *Synnematium* Speare se range dans le vaste groupe des *Fungi-Imperfecti* au côté du genre *Hirsutella* Mains plus connu, dont il est morphologiquement très proche (Speare, 1920 ; Kobayasi, 1941). Il compte actuellement deux espèces : *S. jonesii* Speare et *S. graptopsaltriae* Kobayasi décrites respectivement des U.S.A. (Louisiane) et du Japon.

Les hôtes jusqu'ici répertoriés se recrutent dans des groupes systématiques très divers : Evlakhova (1974) signale *Mezira emarginata* Say, *M. lobata* Say (Hem. *Dysodiidae*) et *Philonthus* sp. (Col. *Staphylinidae*) ; Koval (1974) mentionne *Harpalus* sp. (Col. *Carabidae*), *Dolychoris* sp. (Hem. *Pentatomidae*) et *Graptosaltria nigrofuscata* Motschulsky (Hom. *Cicadidae*). Thomas et Poinar (1973) notent *Cossonus piniphilus* Boheman (Col. *Curculionidae*). En Nouvelle-Calédonie *S. jonesii* se développe sur *L. beckii* et *Unaspis citri* Comstock (Hom. *Diaspididae*). C'est donc la première fois qu'une diaspine est signalée comme hôte.

Ces deux espèces d'entomopathogènes ne sont connues que par leur morphologie et aucune étude de biologie ou d'écologie n'a jusqu'ici fourni d'informations sur leur rôle d'agents régulateurs de populations d'insectes.

S. jonesii se manifeste sous la forme d'un fin feutrage mycelien qui recouvre la totalité des petites colonies de la cochenille (fig. 2 A). Les femelles adultes, les œufs déposés sous les boucliers de la diaspine ainsi que les différents stades de développement des mâles sont rarement infestés. L'entomopathogène s'attaque préférentiellement aux jeunes stades, les recouvre dès leur fixation d'un épais manchon mycelien et les pénètre de ses hyphes (Müller-Kögler Com. pers.). Sa présence se matérialise

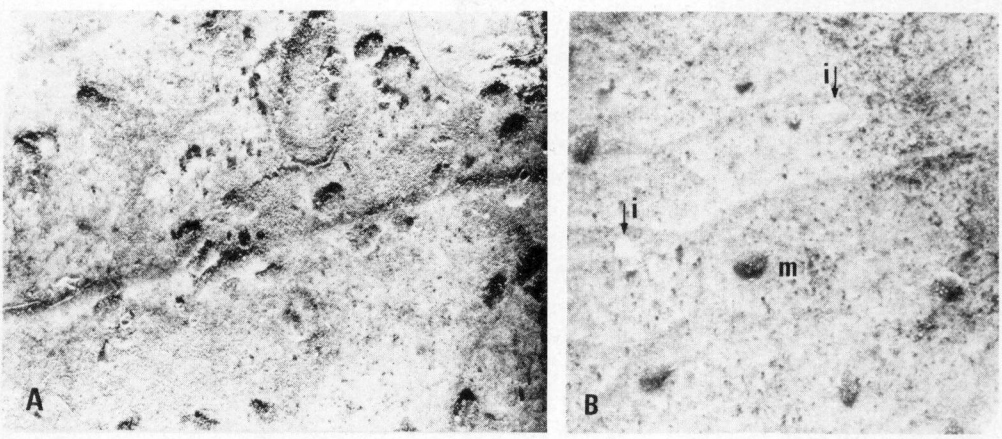


FIG. 2. — *Colonie de* L. beckii *infestée par l'entomopathogène* S. jonesii (A). *Jeunes stades de la cochenille indemnes* : « *i* » *et mycosés* : « *m* » (B).

alors par de petites pustules brunes qui voisinent avec les premiers stades de la cochenille non encore contaminés (fig. 2 B).

Le mode de dispersion correspond à l'extension du mycelium d'une feuille à l'autre en suivant les rameaux et les pétioles. Cette progression se fait donc par contamination de proche en proche des colonies qui se développent sur tous les organes de l'arbre. Cependant, des taches myceliennes isolées au milieu de certaines feuilles laissent supposer une dispersion par spores à plus longue distance.

La répartition du champignon dans la frondaison n'est pas homogène. Certaines feuilles d'un même rameau sont entièrement recouvertes par le mycelium et, sur celles-ci, le taux de mycose des jeunes stades peut atteindre 100 p. 100, alors que de nombreux rameaux et feuilles couverts de cochenilles ne sont pas atteints par le champignon. La pleine efficacité de *S. jonesii* est donc fonction de ses potentialités de dispersion.

L'humidité relative réglée par les variations de la pluviométrie est généralement considérée comme un facteur déterminant pour le développement post-mortem du champignon. Seule une atmosphère saturée permet la sporulation et procure aux entomopathogènes les conditions de leur pleine efficacité (Ferron, 1975).

Dans le cadre de notre étude, la relation entre pluviométrie et potentiel épizootique de *S. jonesii* est particulièrement évidente : au sortir de la longue période sèche de 1968-1970, le taux général de mycose est de 5 p. 100 (février 1970, fig. 1 A) ; il atteindra 55 p. 100 en janvier 1971 après le retour à une pluviométrie normale.

Mais la présence d'une hygrométrie élevée n'est pas à elle seule suffisante pour favoriser les processus épidémiologiques. Ils sont également fonction de la densité de la population d'insectes (Ferron, 1975). Dans le cas présent, les facteurs de perturbation agissent harmonieusement sur la cochenille puis sur l'entomopathogène procurant à ce dernier des conditions hygrométriques optimales et des hôtes nombreux.

Les stades infectés par le champignon sont les jeunes cochenilles (1er et 2e stades). C'est au niveau de la population des jeunes que nous avons la meilleure image des relations entre l'hôte et l'entomopathogène (fig. 3). Nous avons fait figurer pour cela deux grandeurs indépendantes l'une de l'autre : la densité des jeunes stades vivants (nombre de cochenilles de cette catégorie sur l'échantillon mensuel) et le pourcentage des jeunes mycosés (nombre de jeunes stades mycosés sur le nombre de jeunes stades sains et mycosés) (fig. 3 A). L'intervention de *S. jonesii* se fait en deux phases :

— l'expansion de la cochenille précède celle du champignon. Entre janvier et avril 1970, la densité des jeunes stades passe de deux cents à six cents, alors que les pourcentages de mycose plafonnent à 30 p. 100,

— l'expansion du champignon s'amorce en avril 1970 au moment où la population des jeunes stades de la cochenille est à son maximum de densité. Le développement de *S. jonesii* aux dépens de son hôte provoque chez celui-ci un effet dépressif marqué qui aboutira après une longue phase de progradation à une réduction considérable de la densité du ravageur. Les pourcentages de mycoses passent de 24 p. 100 en avril 1970 à 89 p. 100 en janvier 1971 alors que dans le même temps la densité des stades hôtes décroît de six cents à cent soixante-dix cochenilles par unité de prélèvement mensuel. La relation inverse entre le développement de l'entomopathogène et la régression de la population des jeunes stades met à nouveau en évidence le rôle essentiel de *S. jonesii* pour la régulation des populations de la diaspine.

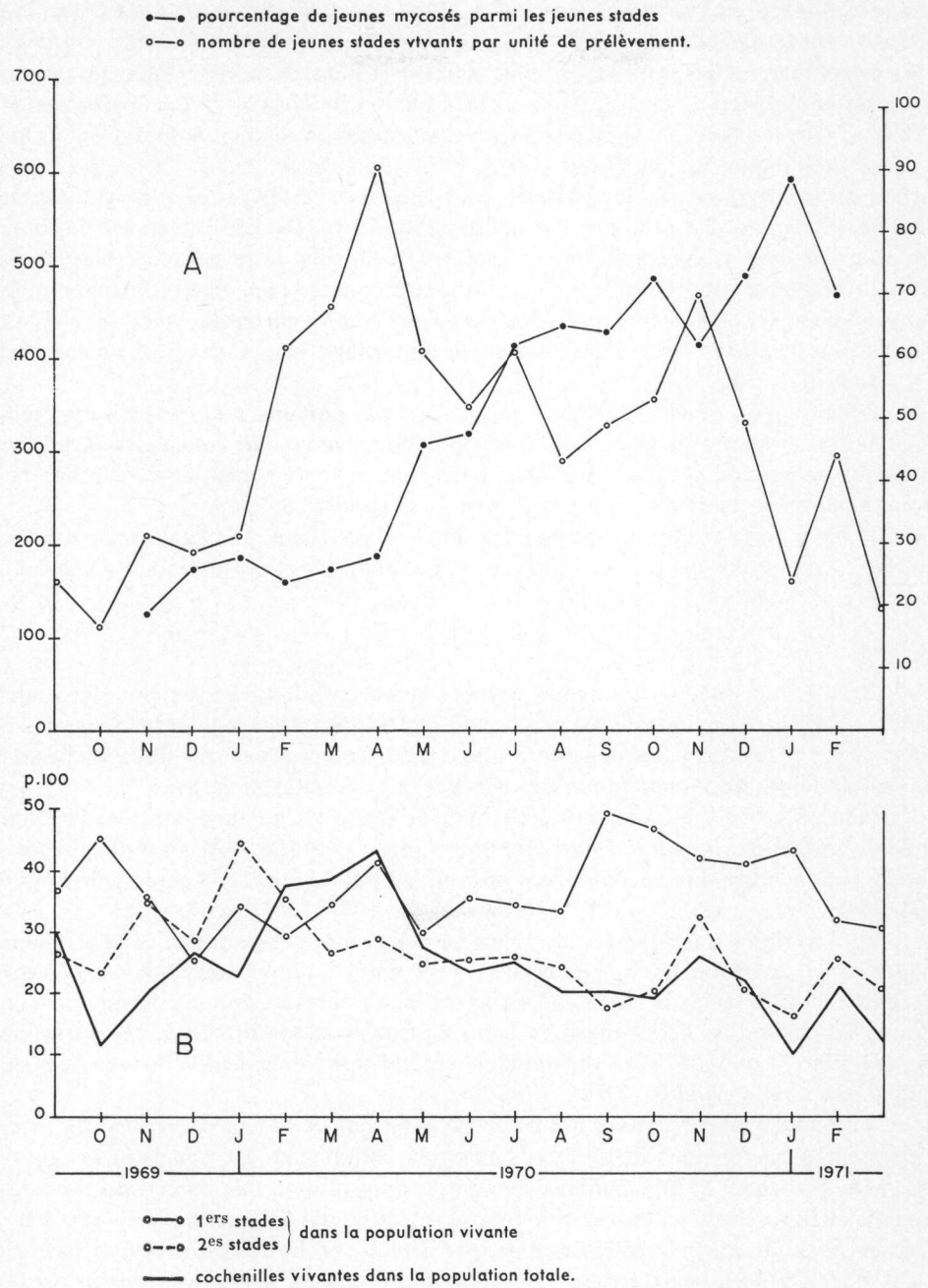


FIG. 3. — *Comparaison entre l'évolution chronologique de la densité des jeunes stades vivants et de celle du pourcentage des jeunes stades mycosés* (A) ; *des pourcentages de jeunes dans la population vivante et de celle des pourcentages de cochenilles vivantes dans la population totale* (B).

La phase de rétrogradation n'est pas régulière. Elle présente des oscillations qui peuvent s'interpréter selon les modèles présentés plus haut : en octobre-novembre 1970, on enregistre une augmentation de la densité des jeunes stades vivants (fig. 3 A). Ce phénomène est en corrélation avec une diminution du pourcentage des jeunes mycosés et s'explique par l'existence de conditions climatiques moins favorables au champignon, les mois de septembre à décembre correspondant à la saison sèche.

Le champignon s'attaque exclusivement aux jeunes stades de la diaspine et son action doit se traduire par une réduction des pourcentages de ces derniers au sein de la colonie vivante. De plus, ces fluctuations doivent rendre compte de la réduction du pourcentage des cochenilles vivantes dans l'ensemble de la population du ravageur. Les courbes représentatives des variations de ces deux paramètres indépendants doivent donc théoriquement présenter des fluctuations chronologiques identiques. Pour préciser le phénomène nous avons divisé la catégorie « jeunes stades » en 1er et 2e stades (fig. 3 B).

L'intervention du champignon ne se traduit pas par une réduction du pourcentage des premiers stades vivants dans la population vivante. Par contre, les variations des pourcentages de 2es stades présentent une remarquable similitude avec celles des pourcentages de cochenilles vivantes dans la population totale.

On peut en conclure que c'est l'effet dépressif provoqué par l'entomopathogène sur les 2es stades des générations successives qui provoque l'effondrement numérique de la population de *L. beckii*.

B. *Le parasite* A. cochereaui.

Dans l'étude que nous avons précédemment conduite en habitat découvert (Fabres, 1975), *A. cochereaui* s'est révélé un excellent agent de régulation des populations de la cochenille. C'est donc dans une optique comparative que nous étudierons ici les modalités de l'intervention de ce parasite en habitat ombragé.

Pour cette analyse, nous utiliserons les variations du nombre total des femelles mûres vivantes et parasitées (population hôte potentielle) (fig. 4 A) ainsi que les fluctuations du nombre des parasites recensés (fig. 4 B) et du pourcentage de parasitisme (fig. 4 C).

Les variations de la densité du stade hôte (fig. 4 A) reproduisent le phénomène général de la gradation tel que nous l'avons présenté plus haut avec toutefois un léger décalage dans le temps puisque l'on s'adresse ici au dernier stade de développement de la cochenille : fin de la phase de latence jusqu'en décembre 1969, progradation de décembre à mai 1970, rétrogradation ensuite jusqu'en mars 1971, avec un net palier en août-décembre 1970.

Les fluctuations du nombre des hôtes parasités par unité de prélèvement (fig. 4 B) se présentent suivant un schéma assez analogue : maxima en période de forte densité de l'hôte (avril-mai 1970) ; minima pendant les phases de faible densité ou de diminution relative de celui-ci (novembre-décembre 1969, août 1970 et janvier-mars 1971). Un net maximum de la densité des hôtes parasités s'observe en septembre-décembre 1970 alors que le processus de rétrogradation marque un net ralentissement.

Ces faits traduisent une harmonie entre le développement du parasite et l'importance numérique de la population hôte. Cependant l'augmentation de la densité du parasite au maximum de la pullulation ne se traduit pas par l'élévation rapide du taux de parasitisme qui n'atteint que 10 p. 100 (parasitisme en cours) en avril-mai 1970

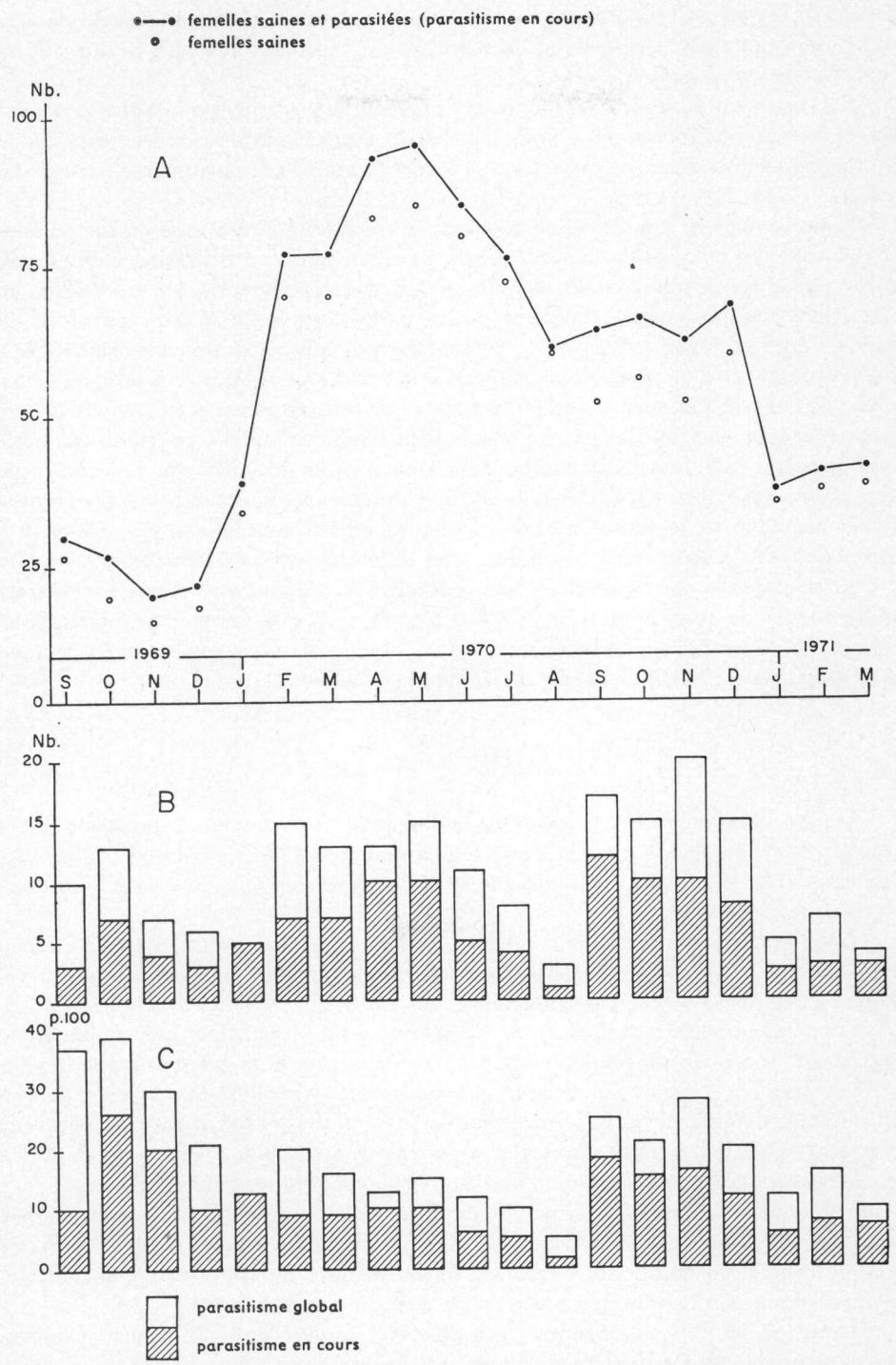


FIG. 4. — *Evolution par unité de prélèvement et pendant la durée de l'étude, du nombre de cochenilles femelles mûres* (A), *du nombre de cochenilles parasitées* (B), *et du pourcentage de parasitisme* (C).

(fig. 4 C). Un tel synchronisme qui caractérise l'optimum de l'activité entomophage ne s'observe que pendant les mois de septembre à décembre 1970 (15 à 20 p. 100 de parasitisme en cours).

C'est pendant la phase de latence qui précède la gradation, alors que la densité des cochenilles est très faible (vingt-cinq individus par unité de prélèvement), qu'on enregistre les taux de parasitisme les plus élevés : 25 p. 100 de parasitisme en cours en octobre 1969.

A. cochereaui est capable d'harmoniser la croissance numérique de ses populations à celle des colonies de *L. beckii*. Cependant, certaines particularités biologiques, faible pouvoir reproducteur et lenteur de son développement (Fabres, 1977*b*), lui interdisent une intervention rapide en cas de pullulation de l'hôte. Sa réponse en est donc différée et s'exerce dans le cas présent au moment où les populations de l'hôte ont été ramenées à un niveau plus modeste par l'action de *S. jonesii*. Le pouvoir régulateur de l'*Aphytis* s'en trouve amplifié (taux de parasitisme élevé) et son action devient prépondérante. Celle-ci s'exerce en effet à une période de l'année où le pouvoir entomopathogène de *S. jonesii* est sensiblement amoindri par les effets de la saison sèche (septembre-novembre 1970, voir plus haut). *A. cochereaui*, au maximum de ses potentialités régulatrices, se substitue ainsi à l'entomopathogène défaillant et imprime à la population de l'hôte en régression un nouvel effet dépressif déterminant.

Au cours de la phase de latence qui a précédé la gradation on enregistre de forts pourcentages de parasitisme. Ceci permet d'avancer que le parasite se maintient en dehors des pullulations à un bon niveau de population. Il assure ainsi la stabilité de la biocoenose de *L. beckii* en conditions climatiques normales.

Discussion

L'apparition soudaine de fortes populations de la cochenille *L. beckii* dans des habitats de type « découvert » et « ombragé » nous a donné l'occasion d'étudier successivement les modalités de l'intervention de *A. cochereaui* puis de *S. jonesii* en association avec l'*Aphytis*.

Dans les deux cas, les facteurs de perturbation responsables de la gradation étudiée sont les mêmes. Il s'agit de la succession bien tranchée de périodes excessivement sèches puis normalement pluvieuses.

Dans les habitats « découverts », *A. cochereaui* est le principal agent biologique régulateur. Il est très sensible à l'action de la sécheresse et le niveau de ses populations est très bas lorsque s'amorce le phénomène de gradation. Son intervention en est d'autant différée et ne se fera sentir pleinement que très tard dans la phase de rétrogradation. Entre temps, des facteurs de type catastrophique tels que la chute des feuilles provoquée par la surpopulation des cochenilles et l'installation d'une nouvelle génération de la diaspine sur les feuilles de la nouvelle poussée de sève auront ramené la colonie de *L. beckii* à un niveau numérique relativement faible (Fabres, 1975). Ce type de régulation en habitat découvert se fait au prix de bouleversements physiologiques de la plante-hôte peu compatibles avec sa productivité.

Dans les habitats « ombragés », les mécanismes de régulation sont tout autres. Seuls les agents biologiques se manifestent à l'exclusion de tout événement de type « catastrophique ». L'entomopathogène *S. jonesii* se développe rapidement dès le

retour à une pluviométrie favorable et en présence de fortes densités de la cochenille. Il intervient très tôt pour juguler la pullulation et amorcer la phase de rétrogradation. *A. cochereaui* complète cette action et limite le niveau de population du ravageur pendant la phase de latence.

Ce type de régulation des populations de *L. beckii* présente une originalité en rapport étroit avec les caractéristiques de l'habitat : par les modifications que l'ombrage exerce au niveau des équilibres hygrométriques du biotope, il se montre propice à la permanence du champignon entomopathogène et favorise son intervention en cas de pullulation de la diaspine. De même, grâce à l'effet tampon qu'il exerce sur les variations des facteurs du climat, il favorise le maintien d'une population d'*A. cochereaui* à un bon niveau numérique et permet son intervention en fin de gradation et pendant les périodes de latence.

Par l'action indirecte qu'il peut avoir sur le niveau de population du ravageur, l'habitat ombragé réunit des conditions particulièrement avantageuses pour une régulation naturelle de la densité de la diaspine. L'étude des mécanismes qui interviennent pour la perpétuation d'un équilibre dynamique naturel au sein de cet habitat, nous fait entrevoir des possibilités culturales nouvelles, basées sur l'application à une agrumiculture rationnelle locale, des principes qui gouvernent l'écosystème étudié.

Reçu pour publication en septembre 1977.

Remerciements

G. M. Thomas (Université de Californie Berkeley) a identifié l'entomopathogène ; P. Ferron (I.N.R.A. La Minière) nous a procuré l'information relative au genre *Synnematium* ; P. Jourdheuil (I.N.R.A. Antibes) et C. Benassy (I.N.R.A. Valbonne) ont assuré la lecture critique du manuscrit. Ils voudront bien trouver ici l'expression de notre gratitude.

Summary

Complementary intervention of an entomogenous fungus and an hymenopterous parasite for the control of Lepidosaphes beckii (*Hom.* Diaspididae) *in New-Caledonian shadow habitats*

During a purple scale outbreak, induced by favorable climatic conditions, the natural biological control mecanisms have been studied. Two organisms are involved : *Synnematium jonesii*, an entomogenous fungus the development of which is greatly enlarged by the humidity of the biotopes, and *Aphytis cochereaui*, a newly described parasite. The maximum effectiveness of natural enemies against the purple scale is the result of the combined action of the fungus and the parasite.

The outbreak of the scale population is followed by a large development of the fungus that reaches its « saturation point » and reduces the scale population to a very low level.

When the density level has been kept low by that mean, the parasite acts and remains efficient.

Références bibliographiques

DE BACH P., ROSEN D., 1976. Twenty new species of *Aphytis* (Hym. *Aphelinidae*), with notes and new combinations. *Ann. ent. Soc. Amer.*, **69** (3), 541-545.

EVLAKHOVA A. A., 1974. Les champignons entomopathogènes : systématique, biologie et importance pratique. *Izdatel'stvo « Nauka ». Leningradskoe Otdelenie*, Leningrad, 260 p.

FABRES G., 1971. Natural biological control of *Lepidosaphes beckii* (Hom. *Diaspididae*) in New Caledonian shadow habitats. *Proc. 12th Pacific Sc. Congr. Rec.*, 195 (abstract).

FABRES G., 1975. Intervention du parasite *Aphytis cochereaui* (Hym. *Aphelinidae*) lors d'une pullulation de son hôte *Lepidosaphes beckii* (Hom. *Diaspididae*) en Nouvelle-Calédonie. *Entomophaga*, **20**, 81-92.

FABRES G., 1977*a*. Elevage au laboratoire d'*Aphytis cochereaui* (Hym. *Aphelinidae*) et précision de ses paramètres biologiques. *Ann. Soc. ent. Fr.* (sous presse).

FABRES G., 1977*b*. Etude morphologique d'*Aphytis cochereaui* (Hym. *Aphelinidae*) parasite de *Lepidosaphes beckii* (Hom. *Diaspididae*) en Nouvelle-Calédonie. *Bull. Soc. ent. Fr.* (sous presse).

FERRON P., 1975. Les champignons entomopathogènes : évolution des recherches au cours des dix dernières années. *Bull. S.R.O.P.* 1975/3.

KOBAYASI Y., 1941. The genus *Cordyceps* and its allies. *Sci. Repts. Tokyo Bunrika Daigaku, Sect. B*, **5**, 53-260.

KOVAL E. Z., 1974. Guide book to entomophilic fungi of USSR. *Naukova Dumka Publish House, Kiev*, 260 p.

SPEARE A.T., 1920. On certain entomogenous fungi. *Mycologia*, **12**, 62-76.

THOMAS G. M., POINAR G. O., 1973. Report of diagnoses of diseased insects, 1962-1972. *Hilgardia*, **42** (8), 261-360.

VIROT R., 1956. La végétation canaque. *Mem. Mus. nat. Hist. nat., Ser. B*, **7**, 1-400.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (4), 615-625.

Activité alimentaire d'une souche de *Locusta migratoria* soumise à diverses conditions d'élevage

J. R. LE BERRE, C. ROUSSILHON et Ginette LAUGÉ

Laboratoire d'Entomologie et d'Ecophysiologie expérimentales
Université de Paris-Sud
91405 *Orsay*

Résumé

Les modalités de l'alimentation de *Locusta migratoria* R et F sont étudiées au cours de la vie imaginale des insectes élevés dans des conditions variées : 5 °-30 °C ou 15 °-30 °C avec une photopériode de 12 h ; 30 °C en lumière continue.

Les caractéristiques de la prise de nourriture sont détaillées et comparées dans les trois cas, puis mises en rapport avec l'activité de ponte ; à 5 °-30 °, elles sont reliées aux comportements de forage non suivis de ponte, que manifestent certaines femelles élevées dans cette condition. Ces forages correspondent à des processus massifs de régressions ovocytaires.

I. — Introduction

Un certain nombre de travaux relatifs à l'activité alimentaire des acridiens caractérisent les besoins alimentaires de ces insectes, qu'il s'agisse :

— des stades juvéniles (Sinoir, 1969 ; Gillon, 1973),
— des adultes (Le Berre, 1953 ; Hill, Luntz et Steele, 1968 ; Darjo, 1969).

Les dernières études mettent en relief les besoins quantitatifs propres à la vie des acridiens adultes, en particulier la phase de croissance somatique. Elles correspondent en général à la période qui s'étend de la mue imaginale à la première ponte.

Le problème posé ici est celui de l'évolution quantitative de la prise de nourriture pendant toute la vie imaginale. Pour cela, une première série d'observations a été effectuée dans différentes conditions thermiques dès 1973. Ceci nous a permis de proposer un schéma général des modes de nutrition en fonction des conditions d'élevage : à partir d'une représentation originale à 30 °C, il est possible de préciser comment évoluent les besoins alimentaires.

La condition 5-30 °C a retenu particulièrement notre attention, car elle affecte très nettement la physiologie des femelles. C'est pourquoi elle a donné lieu à une seconde expérimentation réalisée en 1976, au cours de laquelle nous avons cherché à préciser l'impact de la photothermopériode.

II. — Matériel et techniques

Les criquets proviennent d'une souche de *Locusta migratoria migratorioides* capturée au Mali et introduite au laboratoire en 1971. Dès l'origine, les animaux sont scindés en trois lots soumis à différentes conditions thermiques : la première étant 30 °C continus et lumière continue, la seconde 30-15 °C avec une photopériode de 12 h, la troisième 30-5 °C avec la même photopériode.

Elevés en groupe pendant tous les stades juvéniles, les insectes étudiés en 1973 sont isolés par couple, immédiatement après la mue imaginale, dans des bocaux d'un litre placés dans des enceintes préréglées à l'une des conditions précisées ci-dessus. Un minimum de dix couples est observé parmi les individus de la 5e génération au laboratoire.

La nourriture proposée est constituée de *Sasa japonica* et de son additionné de levure ; dans le fond des bocaux, un papier filtre permet de recueillir chaque jour les fèces déposées par les insectes. Des relevés quotidiens indiquent les variations de prise de nourriture : cette technique, proposée initialement par Chauvin (1946), fut adoptée par de très nombreux auteurs. Ainsi Cheu (1952), Davey (1954), puis Norris (1961) ont basé leur travail sur l'indice coprométrique pour apprécier l'importance de l'alimentation. En 1968, Hill, Luntz et Steele ont repris cette méthodologie.

Sinoir (1969), puis Le Berre et Mainguet (1973 et 1974) démontrent que, dans le cas de *Locusta migratoria*, la production quotidienne de fèces correspond étroitement aux variations de prise de nourriture. Les relevés permettent donc de dresser un schéma de comportement alimentaire des insectes tout au long de leur vie : les graphiques sont obtenus en reportant les valeurs moyennes de poids de fèces sèches relevées.

De 1973 à 1976, c'est-à-dire entre nos deux expériences, les acridiens sont élevés en groupe pendant la totalité de leur existence. Nos observations sont reprises lors de la 16e génération. En plus des résultats concernant l'activité alimentaire des insectes, nous avons indiqué pour les femelles de cette 16e génération quelques aspects du fonctionnement ovarien. Ces derniers sont évalués par l'examen de dissections de femelles suivies depuis leur mue imaginale : connaissant d'une part le nombre des pontes et celui des œufs émis lors de chaque ponte, d'autre part le nombre total d'ovarioles, il est possible d'indiquer le taux de fonctionnement ovarien dans le temps. Au moment de la dissection, il est également possible d'indiquer l'importance de la vitellogenèse ainsi que celle des résorptions ovocytaires, celles-ci étant reconnaissables à la coloration particulière des ovocytes ou des extrémités de l'ovariole. (Phipps, 1950 ; Singh, 1958 ; Launois, 1970 ; Papillon et Lauverjat, 1975.)

III. — Résultats

Le tableau I récapitule l'ensemble des conditions expérimentales et les principaux résultats.

TABLEAU I

Durée moyenne de la période d'alimentation avant la première ponte (a) *et durée moyenne des cycles d'alimentation interpontes* (b)

1re expérience : 1973

t° \ ♀	♀ rapides		♀ lentes	
	a	b	a	b
30 °C	15 j	3,3 j	43 j	6,4 j
30 °-15 °C	25 j	5,0 j	46 j	7,5 j
30 °-05 °C	26 j	7,3 j	50 j	10 j

2e expérience : 1976

t° \ ♀	♀ pondeuses (19)					
	rapides (5)		moyennes (9)		lentes (5)	
	a	b	a	b	a	b
30 °-05 °C	43,4 j	12,6 j *	55,6 j	12,2 j *	82,2 j	très variable

♀ particulières (8)	
1re ponte au 150e j	pas de ponte
2	6

* Ces durées moyennes sont calculées pour les six premiers cycles.

A. — *Modalités de l'alimentation.*

Mâles.

Pour obtenir une indication sur le mode d'alimentation des mâles, deux individus de ce sexe sont isolés dans un bocal et leurs fèces sont relevées tous les jours. La figure n° 1 représente l'activité alimentaire des individus élevés à 5-30 °C. Au jour de la mue imaginale, les mâles ne se nourrissent pas ; puis ils s'alimentent de façon soutenue durant une quinzaine de jours. Par la suite, les individus présentent une consommation faible et constante.

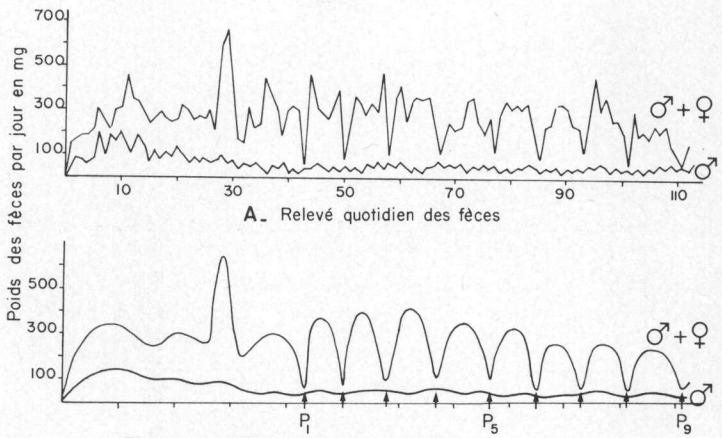


FIG. 1. — *Activité alimentaire des individus élevés à* 30 °-05 °C. *Chaque ponte est indiquée par une flèche.*

Femelles.

Sur le même graphique, la prise de nourriture d'un couple apparaît très importante comparativement à celle du seul mâle : un temps d'activité alimentaire s'observe vers le 12e jour, puis la production de fèces se stabilise vers 300 mg avant d'augmenter à nouveau fortement au 30e jour. Des cycles de nutrition surviennent alors, avant la première ponte, et au cours de chacune des périodes d'interponte. Les oothèques sont déposées par les femelles au moment où la prise de nourriture est minimale. Sur le schéma d'interprétation proposé, chacune des pontes est signalée par une flèche.

Nous constatons facilement que les fluctuations de prise de nourriture enregistrées sont essentiellement imputables aux femelles, ce qui justifie de leur attribuer les divers temps d'alimentation qui caractérisent nos graphiques.

B. — *Expérience initiale* (1973)

La prise de nourriture peut être comparée entre les conditions 30 °C, 30-15 °C et 30-5 °C. Deux séries de graphiques sont proposées (fig. 2 et 3), chacune d'elles tenant compte de l'importance relative du délai de 1re ponte. En effet, au moment où ces représentations ont été constituées par l'un de nous, les femelles se répartissaient en deux groupes : celles dont le délai de première ponte était de 15, 25 et 26 jours aux trois conditions signalées, et celles dont le même délai était respectivement de 43, 46 et 52 jours.

1) Cas des femelles au délai de 1re ponte bref (fig. 2) :

30 °C continus : Le graphique d'activité alimentaire présente, en plus condensé dans le temps, les principales caractéristiques définies sur la figure 1 : un premier

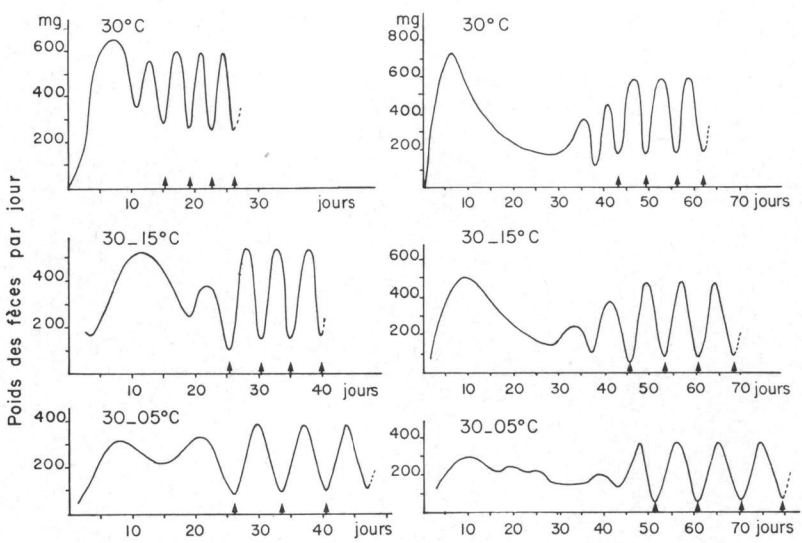


Fig.2- ♀ à délai de 1re ponte bref Fig.3- ♀ à délai de 1re ponte plus long

FIG. 2 et 3. — *Activité alimentaire des femelles placées dans différentes conditions thermiques, lors de la première expérience réalisée en* 1973.

temps d'activité alimentaire est suivi d'un second, plus faible. Ce dernier s'achève lors du dépôt de la première oothèque. Par la suite, des cycles de prise de nourriture alternent avec les pontes et couvrent tout le reste de la période génésique.

30-15 °C : Le temps initial, ample, s'étend sur 20 jours, le second est plus réduit. Les pontes sont plus espacées : les cycles d'alimentation interpontes sont donc plus longs que précédemment.

30-5 °C : Le délai de première ponte est long (26 jours au lieu de 15 jours à 30 °C). Deux cycles de même importance sont observés pendant cette période, ce qui distingue ce graphique du précédent. De plus, les cycles interpontes sont longs : ils couvrent à présent une période de 7,3 jours en moyenne au lieu de 5 jours à 30-15 °C et 3,3 jours à 30 °C.

2) Cas des femelles au délai de première ponte plus long (fig. 3) :

30 °C continus : Le délai de première ponte est de 43 jours, et l'activité alimentaire des femelles se maintient 38 jours avant que ne survienne un cycle alimentaire réduit. Les cycles interpontes sont plus faibles que ceux des femelles à délai de 1re ponte plus court.

30-15 °C : Il est possible de noter deux temps de prise de nourriture avant la première ponte qui survient en moyenne vers le 46e jour après l'émergence. Les cycles interpontes sont de 7,5 jours environ.

30-5 °C : L'activité alimentaire des individus est très modifiée, soutenue pendant 15 jours après la mue, puis au delà du 45e jour immédiatement avant la première ponte qui a lieu le 50e jour. Les cycles interpontes sont longs, de l'ordre de dix jours.

A 30 °C continus comme à 30-15 °C, les cycles interpontes s'achèvent toujours par le dépôt d'une oothèque au moment où l'alimentation de la femelle est minimale. C'est également le cas le plus fréquent à 30-5 °C. Dans cette dernière condition cependant, certaines femelles manifestent deux cycles alimentaires complets entre deux pontes ; il existe donc des minima de prise de nourriture qui ne correspondent pas à une ponte. Ces faits ont suscité une nouvelle expérimentation, avec un nombre d'insectes plus élevé au départ, cette précaution devant permettre de distinguer plus facilement les catégories de femelles en fonction de leur délai de 1re ponte. Par ailleurs des dissections ont été réalisées en cours d'expérimentation, afin d'apprécier les relations existant entre les diverses périodes de nutrition et l'état des ovaires des femelles.

C. — *Expérience réalisée en* 1976

Les observations sont faites avec la même souche d'individus élevés à 30-5 °C, onze générations après l'expérience de 1973. L'effectif de départ est de trente-deux couples.

Alors que, pour dix-neuf femelles, le délai moyen de première ponte est de 59,42 $\pm$ 14 jours, les données individuelles permettent à présent de distinguer trois catégories de femelles :

— Femelles « rapides » (5), qui pondent 43,40 $\pm$ 1,85 jours après l'émergence.
— Femelles « moyennes » (9), qui pondent 55,66 $\pm$ 2,83 jours après l'émergence.
— Femelles « lentes » (5), qui pondent 82,20 $\pm$ 2,85 jours après l'émergence.

Les faibles écarts types notés pour ces divers groupes justifient une pareille distinction qui met en évidence l'existence d'une nouvelle catégorie de criquets. Outre ces dix-neuf femelles, deux individus pondent vers le 150e jour, six ne pondent jamais et cinq meurent en cours d'expérience.

L'activité alimentaire des femelles est notée pendant 120 jours environ après la mue imaginale. Les graphiques constitués sont comparables à ceux de l'expérimentation initiale. Seules quelques modifications mineures apparaissent dans le détail des séquences d'alimentation avant la première ponte (fig. 4). Les principaux faits à retenir sont les suivants :

— Une période initiale (A) est toujours présente : elle s'allonge sensiblement d'une catégorie d'individus à l'autre ; ainsi, de 15 jours chez les femelles « rapides », elle passe à 18 jours puis à 22 jours respectivement chez les individus au délai de première ponte « moyen » et « long ».

— Une période (B) est également toujours relevée, suivie d'un temps de prise de nourriture (C), très court et intense dans le cas des femelles « rapides », plus long dans celui des femelles « moyennes ». Les individus à maturation lente présentent une période (C) très longue (34 jours), dont l'intensité est la plus marquée dans les jours qui précèdent la ponte numéro 1.

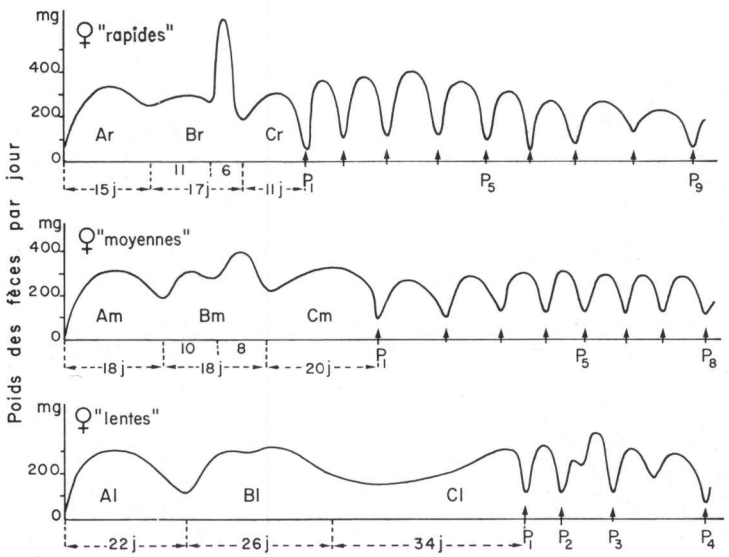


Fig. 4 - Evolution de la prise de nourriture des trois catégories de femelles.

FIG. 4. — *Evolution de la prise de nourriture des femelles placées à 30 °-05 °C, lors de la seconde expérience réalisée en 1976.* (Ar, Br, Cr ; Am, Bm, Cm ; Al, Bl, Cl : *différentes phases au cours de la période d'alimentation avant la première ponte, chez les femelles rapides, moyennes, lentes.*)

Les femelles « rapides » présentent des cycles de nutrition interpontes dont les maxima augmentent sensiblement de la 1re à la 4e ponte, avant de diminuer au cours des pontes suivantes. Au-delà de la 7e ponte, les cycles sont plus longs et d'intensité moindre que ceux relevés antérieurement.

Chez les femelles au délai de première ponte « moyen », le processus semble inversé : assez lent au cours des pontes d'origine, le rythme s'accélère en même temps que les cycles se réduisent. Le tableau I donne les durées moyennes des six premiers cycles d'alimentation interpontes chez les femelles « rapides » et « moyennes ». Par suite du phénomène d'accélération noté dans la dernière catégorie de femelles, les valeurs obtenues sont pratiquement les mêmes.

Le cas des femelles « lentes » est tout à fait différent ; il se traduit essentiellement par un désordre des cycles d'alimentation. Des baisses brutales se manifestent sans correspondre pour autant au dépôt d'une oothèque. Cependant les femelles forent le jour où le tracé est minimum.

Au total, six femelles ne pondent jamais : trois forent de la même façon lorsque leur activité alimentaire est minimale (fig. 5), trois ne forent pas (fig. 6). Le premier

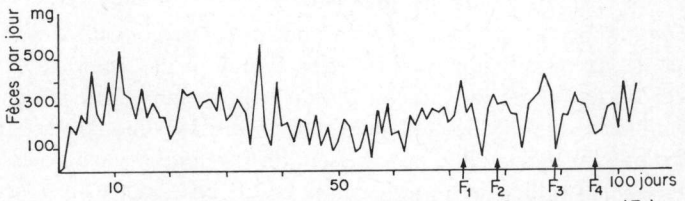


Fig. 5 - ♀ ne pondant pas mais effectuant des forages (F.)

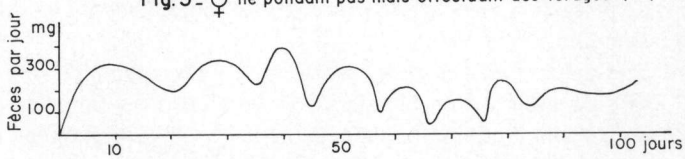


Fig. 6 - ♀ ne pondant pas et ne forant pas

FIG. 5 et 6. — *Activité alimentaire, à 30 °-05 °C, de deux catégories particulières de femelles.*

fait, observé dans les élevages à 30-5 °C uniquement, pose le problème du fonctionnement ovarien des femelles dont l'activité de forage n'est pas suivie de ponte, mais du seul dépôt de matière spumeuse. Les dissections réalisées à divers moments de la vie des insectes donnent quelques indications à ce sujet :

— Les bases ovariolaires des femelles « rapides » montrent des traces d'ovulation après chaque ponte. Le nombre des fantômes folliculaires correspond au nombre des œufs pondus et, seuls, les ovarioles n'ayant pas fourni d'ovocytes arrivés à maturité présentent à leur base une masse colorée orangé vif, témoignage de l'involution d'un ovocyte.

— Au 50e jour de vie imaginale, les femelles « moyennes » possèdent un étage entier de bases ovariolaires pigmentées, jaunâtres à orangé sombre, qui attestent que tout un rang d'ovocytes proximaux est entré en régression.

— Chez les femelles « lentes » du même âge que les précédentes, deux cycles successifs de pigmentation ovariolaire sont observés : les plus bas sont colorés en orangé vif alors que les masses pigmentaires situées au-dessus sont plutôt jaunâtres. Les formations les plus colorées représentent un premier étage de régressions, auquel un second étage entier d'ovocytes, également en involution, fait suite.

— Les femelles qui ne pondent pas, mais forent, présentent également deux à trois cycles de régressions au moment des 2e et 3e forages.

— Les femelles ne pondant pas et ne forant pas meurent avec des ovaires affectés de régressions en nombre varié, généralement élevé.

Cette description macroscopique des bases ovariolaires est complétée par une étude histologique publiée ailleurs (Roussilhon, Laugé, Le Berre, en préparation).

IV. — Discussion

A. — *Alimentation*

L'interprétation graphique que nous proposons des variations d'intensité de l'alimentation des criquets donne une idée générale du profil des besoins nutritionnels quantitatifs pendant la vie imaginale. Certes, nos appréciations de la prise de nourriture ne tiennent pas compte d'une éventuelle évolution des coefficients d'utilisation digestive au cours de la vie des individus. Mais s'ils varient effectivement, ces coefficients le font de façon très limitée comme l'ont montré Mordue (Luntz) et Hill (1970). Les coefficients nets de digestibilité ne subissent que de faibles variations, compte tenu de la haute teneur en cellulose, non digestible par le criquet, du *Sasa japonica* ; aussi les fluctuations de prise de nourriture se traduisent-elles fidèlement par celles des fèces (Le Berre et Mainguet, 1973-1974).

Tous les tracés mettent en évidence l'existence d'un temps initial de prise alimentaire, qu'il s'agisse de mâle ou de femelle. Ceci conduit à assimiler cette période à celle de la croissance somatique (Hill, Luntz et Steele, 1968). L'homogénéité des tracés d'alimentation entre les deux expériences est frappante, compte tenu du fait qu'après trois années et onze générations, nous avons retrouvé l'essentiel des caractéristiques de nos graphiques originaux (Le Berre, 1974).

Après avoir comblé leurs besoins préliminaires de croissance, les mâles se nourrissent peu, à l'inverse des femelles dont l'activité alimentaire est constamment supérieure tout au long de leur vie adulte.

Les observations réalisées lors de l'expérimentation de 1973 montrent les grandes variations du mode d'alimentation des femelles en fonction des conditions thermiques d'élevage. Dès l'origine, les individus se distinguent par une activité physiologique particulière qui se répercute sur le délai de première ponte. Cette constatation conduit à la distinction entre femelles à délai de ponte bref ou long : l'activité alimentaire de ces deux catégories apparaît bien tranchée.

La photothermopériode 30-5 °C retient particulièrement l'attention, car elle accuse à l'extrême les différentes séquences comportementales. Comme nous l'avons dit, c'est cette observation préliminaire qui a justifié une seconde expérience du même type. Cette dernière est complétée par des dissections, afin d'interpréter certains comportements de forages non suivis de ponte, le jour où l'alimentation de la femelle est d'un niveau très faible.

La seconde expérience a permis de retrouver le profil des comportements alimentaires enregistrés en 1973 ; cependant, nous observons une nouvelle catégorie de femelles, constituée d'individus qui pondent vers le 82e jour seulement, soit deux fois plus tard que le groupe des femelles « rapides ». Comparativement aux premières

observations, le délai de ponte a très sensiblement augmenté pour toutes les femelles. Quelques individus (2) ne pondent qu'au 150e jour de vie imaginale, un certain nombre (6) ne pondent pas du tout.

La quantité ingérée avant ponte est sensiblement augmentée chez les trois catégories de femelles. Dans tous les cas, les particularités de prise de nourriture permettent de caractériser aisément ces catégories. Alimentation et activité génésique sont intimement liées, ce que les cycles interpontes soulignent avec force. Norris ayant précisé que l'isolement des couples de *Locusta migratoria* n'affecte pas la fécondité des femelles, nous pouvons conclure que l'alimentation des insectes n'est pas, elle non plus, modifiée.

La perte de poids considérable des femelles (Le Berre, 1953 ; Phipps, 1966 et Darjo, 1969), qui résulte du dépôt de chaque oothèque, conduit les femelles à se nourrir intensément afin de reconstituer leurs réserves. Les possibilités de récupération sont limitées ; en particulier, la restauration du niveau des réserves lipidiques avant ponte est impossible (Cheu, 1952). Au-delà d'un certain nombre de pontes, et bien que le nombre d'œufs contenus dans les oothèques soit élevé, les femelles tendent à se nourrir de moins en moins. L'épuisement des génitrices s'accentue sensiblement avec l'âge et les cycles alimentaires sont affectés de modifications marquées : ils s'étendent dans le temps, sont fréquemment moins amples, sont parfois atypiques (cas des femelles « lentes » qui se signalent par des tracés accidentés pendant un cycle interpontes).

L'étroit rapport signalé entre alimentation et activité génésique permet de rattacher les femelles à l'une ou l'autre des catégories, avant même la première ponte. Une telle indication permet de disséquer, avant qu'elles ne pondent, des femelles dont la future activité génésique est d'emblée connue avec certitude. Il est alors possible d'envisager d'interpréter les modalités de l'activité ovarienne des diverses catégories observées.

B. — *Activité génésique*

Les résultats rapportés montrent que le délai moyen de première ponte est sensiblement plus long dans la seconde expérience conduite en 1976. En outre, les trois catégories constituées apparaissent très homogènes, compte tenu des écarts types très faibles. Une nouvelle catégorie de femelles est donc apparue en quelques générations. Certaines génitrices pondent très tard (150 jours), d'autres ne pondent jamais, ce qui suppose une activité physiologique très particulière. Ces faits ne sont pas sans rappeler ce qui se passe dans la nature, où les individus stériles existent en nombre variable (Launois-Luong, 1972). Des individus forent sans pondre et ont été remarqués dès la première manipulation ; ils ont plus particulièrement retenu notre attention et nous ont conduits à des dissections comparatives.

Alors que les femelles « rapides » ne présentent pratiquement pas de bases ovariolaires pigmentées, ce qui traduit un fonctionnement optimum de l'ovaire, les deux autres catégories présentent au contraire des bases ovariolaires colorées, ce qui traduit l'existence de résorptions ovocytaires (Phipps, 1950 ; Lusis, 1963 ; Launois, 1972...). Les dissections, réalisées à divers moments de la vie des insectes, nous ont permis d'apporter quelques précisions sur la signification du délai de première ponte. La dissection des femelles « moyennes » ou « lentes » avant toute ponte révèle une activité ovarienne certaine, les ovocytes proximaux accumulant des réserves vitellines. Pour des raisons que nous ne pouvons définir, les conditions générales

d'élevage des insectes étant par ailleurs identiques, cette mise en place des réserves n'arrive pas à terme ; elle échoue, entraînant l'involution des ovocytes basaux. La pigmentation des ovocytes témoigne de cet échec.

En conclusion, nous pouvons dire qu'il existe une activité ovarienne, mais que la mise en place des réserves ne se réalise pas de la même façon chez tous les individus. En d'autres termes, le délai de première ponte correspond à la période de mise en place *efficace* des réserves vitellines. Dans la seconde expérimentation, cette mise en place ne débute qu'assez tard ; il est net que l'activité physiologique des femelles est modifiée. Il y a donc eu évolution de la souche et ce phénomène est particulièrement sensible en condition de photothermopériode 5-30 °C, les groupes de femelles demeurant très homogènes. Si elle est maintes fois signalée au laboratoire, cette dérive des souches sauvages conservées plusieurs années sans sélection volontaire a par contre donné lieu à peu de travaux. Les quelques études publiées concernent les Diptères, principalement la drosophile (Bocquet, David et de Scheemaeker-Louis, 1973, par exemple). L'évolution de la souche de *Locusta migratoria* qui a servi à notre travail peut s'expliquer de la même manière que celle du nombre des ovarioles dans les souches de drosophiles. La première hypothèse a trait à un « effet de fondatrices » : les criquets que nous avons au laboratoire proviennent d'un petit nombre d'oothèques récoltées au Mali. Il est possible que ces dernières ne représentent le génome de la population naturelle que de façon fragmentaire. Une deuxième hypothèse peut aussi être envisagée : les faits observés seraient liés à une dérive génétique consécutive à la consanguinité. Toutefois il faut noter que nos élevages de masse comprennent plusieurs dizaines de couples : il y a donc peu de chances pour qu'un tel phénomène se manifeste rapidement.

L'importance des régressions ovocytaires, au laboratoire comme dans la nature, est fréquemment attribuée à des facteurs de l'environnement. Certes, ceux-ci ne peuvent être négligés ; mais, dans nos conditions d'élevage relativement standardisées, des réponses métaboliques différentes soulignent l'hétérogénéité de la population, celle-ci s'accentuant peu à peu au fil des générations.

Reçu pour publication en septembre 1977.

Summary

Feeding activity of a strain of Locusta migratoria *reared under varied conditions*

The present study examined the terms of feeding of *Locusta migratoria* (R. et F.) during adult life of insects reared under varied conditions : 5 °-30 °C, 15 °-30 °C, 30 °C.

The distinctive aspects of feeding were stated and compared in these three cases, bound with the laying activity and in greater detail connected with a peculiar digging behaviour, not concluded by laying of the females reared at 5 °-30 °C. Digging corresponded with substantial oosorptions process which were observed sometimes before the first laying and could reveal ovarian activity during the first laying delay.

Références bibliographiques

BOCQUET C., DAVID J., de SCHEEMAEKER-LOUIS M., 1973. Variabilité du nombre d'ovarioles des souches sauvages de *Drosophila melanogaster* conservées en laboratoire sans sélection volontaire. *Arch. Zool. exp. gén.*, **114**, 475-489.

CHAUVIN R., 1946. Notes sur la physiologie comparée des orthoptères. IV. Le coefficient d'utilisation digestive, le rythme d'excrétion et le transit intestinal. *Bull. Soc. Ent. Fr.*, **51**, 24-29.

CHEU S. P., 1952. Changes in the fat and protein content of the African migratory locust : *Locusta migratoria migratorioides* (R et F). *Bull. Entomol. Res.*, **43**, 101-109.

DARJO A., 1969. Influence de la photopériode sur l'activité alimentaire en relation avec la maturation sexuelle pour une souche de *Locusta migratoria migratoria*. L. phase grégaire. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **1**, 71-89.

DAVEY P. M., 1954. Quantities of food eaten by the desert locust *Schistocerca gregaria* in relation to growth. *Bull. Entomol. Res.*, **45**, 539-551.

GILLON Y., 1973. Etude écologique quantitative d'un peuplement acridien en milieu herbacé tropical. Thèse de doctorat d'état. Paris VI.

HILL L., LUNTZ A. J., STEELE P. A., 1968. The relationships between somatic growth, ovarian growth and feeding activity in the adult desert locust. *J. Insect Physiol.*, **12**, 1197-1208.

LAUNOIS M., 1972. Contribution à l'étude du fonctionnement ovarien du criquet migrateur *Locusta migratoria capito* Sauss. dans la nature. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, n° *hors série*, 55-116.

LAUNOIS-LUONG H., 1972. Etude de l'influence du conditionnement imaginal sur la reproduction du criquet migrateur *Locusta migratoria capito* en insectarium dans le sud ouest malgache. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, n° *hors série*, 117-157.

LE BERRE J. R., 1953. Contribution à l'étude biologique du criquet migrateur des landes en élevage : *Locusta migratoria gallica* (Rem.). *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **87**, 227-273.

LE BERRE J. R., 1974. Activité alimentaire de *Locusta migratoria* à différentes températures d'élevage Symposium : Regulation on insect reproduction, Liblice. (Rapport non publié.)

LE BERRE J. R., MAINGUET A. M., 1973. Nutrition du criquet migrateur *Locusta migratoria* L. I. Comportement alimentaire, survie et variation pondérale en fonction de quelques substances. *Rev. Comp. Animal.*, **7**, 203-208.

LE BERRE J. R., MAINGUET A. M., 1974. Nutrition du criquet migrateur *Locusta migratoria* L. (Orthoptera, Acrididae). III. Etude quantitative de l'ingestion et de l'absorption intestinale. *Ann. Nutr. Alim.*, **28**, 437-462.

LUSIS O., 1963. The histology and histochemistry of development and resorption in the terminal oocytes of the desert locust *Schistocerca gregaria*. *Quart. J. Microsc. Sci.*, **104**, 57-68.

MORDUE (LUNTZ) A. J., HILL L., 1970. The utilization of food by the adult female desert locust *Schistocerca gregaria*., *Entomol. Exp. Appl.*, **13**, 352-358.

NORRIS M. J., 1961. Group effects on feeding in adult males of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forsk.) in relation to sexual maturation. *Bull. Entomol. Res.*, **51**, 731-753.

PAPILLON M., LAUVERJAT S., 1975. Dynamique de l'ovogénèse chez *Schistocerca gregaria* F. Influence de la température. *Acrida*, **4**, 155-170.

PHIPPS J., 1950. The maturation of the ovaries and the relation between weight and maturity in *Locusta migratoria migratorioides* (R et F). *Bull. Entomol. Res.*, **40**, 539-557.

PHIPPS J., 1966. Ovulation and oocyte resorption in Acridoidea. *Proc. Roy. Entomol. Soc.* A, **41**, 78-86.

ROUSSILHON C., LAUGE G., LE BERRE J. R. Observations macroscopiques et histologiques du fonctionnement ovarien de *Locusta migratoria* et de *Schistocerca gregaria*. (En préparation.)

SINGH T., 1958. Ovulation and corpus luteum formation in *Locusta migratoria migratorioides* (R et F) and *Schistocerca gregaria* (F.). *Trans. R. Entomol. Soc. Lond.*, **110**, 1-20.

SINOIR Y., 1969. Contribution à l'étude de la prise de nourriture chez la larve du criquet migrateur. Thèse de doctorat d'état, Orsay.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (4), 627-635.

Les modalités de la vitellogenèse chez les Trichoptères

C. DENIS et J. LE LANNIC

Laboratoire de Biologie Animale, 1er Cycle
Université de Rennes
35031 *Rennes*

Résumé

La vitellogenèse a été étudiée chez quatorze espèces appartenant à huit familles. Ses modalités sont les suivantes : dans chaque ovariole un groupe défini et spécifique d'ovocytes entre en vitellogenèse. Ces ovocytes, les plus basaux dans l'ovariole, mûrissent simultanément, tandis que les autres demeurent en prévitellogenèse. L'ovocyte le plus apical du groupe en vitellogenèse avorte quelquefois. Après la maturation des œufs, un second groupe d'ovocytes, souvent inférieur d'une ou deux unités, entre en vitellogenèse. Beaucoup d'entre eux avortent et aucun n'atteint la maturité complète car les femelles n'ont plus de réserves adipeuses et ne tardent pas à mourir.

Introduction

Les mécanismes de l'ovogenèse sont au début identiques chez tous les insectes à ovaires méroïstiques polytrophiques : les ovocytes formés dans le germarium s'alignent en une série continue ; leur taille croît progressivement de l'apex vers la base des ovarioles. Cette disposition persiste pendant toute la prévitellogenèse mais durant la vitellogenèse, les mécanismes diffèrent selon les groupes :

— Chez certains insectes, la vitellogenèse est continue et les ovocytes en cours de maturation forment alors une longue série progressive dans le vitellarium de chaque ovariole (Lépidoptères, Allegret, 1971 ; Karlinsky, 1977).

— Chez les autres, la vitellogenèse est discontinue ; plusieurs cycles se succèdent. Au cours de chacun d'eux un seul ovocyte (Criquet, Singh, 1958) ou un groupe d'ovocytes (*Labidura riparia*, Caussanel, 1975) mûrit dans chaque ovariole.

Les données concernant les Trichoptères font état de groupes d'œufs en vitellogenèse dans les ovarioles. La description la plus complète est celle de Marshall (1907) sur *Platyphylax designatus* Walker.

Afin de préciser les modalités de la vitellogenèse chez les Trichoptères, nous l'avons étudiée chez plusieurs espèces appartenant à différentes familles.

Matériel et méthode

Cette étude a porté sur les quatorze espèces suivantes appartenant à huit familles :

Limnephilidae : *Limnephilus centralis* Curtis, *L. lunatus* Curtis, *L. rhombicus* Linné, *Glyphotaelius pellucidus* Retzius, *Micropterna sequax* Curtis, *Anabolia nervosa* Curtis et *Halesus radiatus* Curtis.
Rhyacophilidae : *Rhyacophila dorsalis* Curtis.
Glossomatidae : *Agapetus delicatulus* Mc Lachlan.
Polycentropidae : *Plectrocnemia conspersa* Curtis.
Hydropsychidae : *Hydropsyche* sp.
Hydroptilidae : *Hydroptila* sp.
Goeridae : *Goera pilosa* Fabricius.
Sericostomatidae : *Sericostoma galeatum* Rambur.

Ces animaux proviennent presque tous de la région rennaise, sauf deux espèces récoltées dans une station du Sud-Est (Saint-Barthélémy de Beaurepaire, 38) : *Sericostoma galeatum* et *Goera pilosa*, ainsi qu'une des populations d'*Anabolia nervosa*.

Après dissection, les ovaires ont été fixés *in toto* sur lame par le mélange de Duboscq-Brazil et colorés par la réaction nucléale de Feulgen et le vert lumière.

Résultats

Notre étude nous a permis de mettre en évidence les faits suivants, communs à toutes les espèces examinées.

PLANCHE I

FIG. 1. — *Début de la première vitellogenèse dans un ovaire de* Limnephilus lunatus.

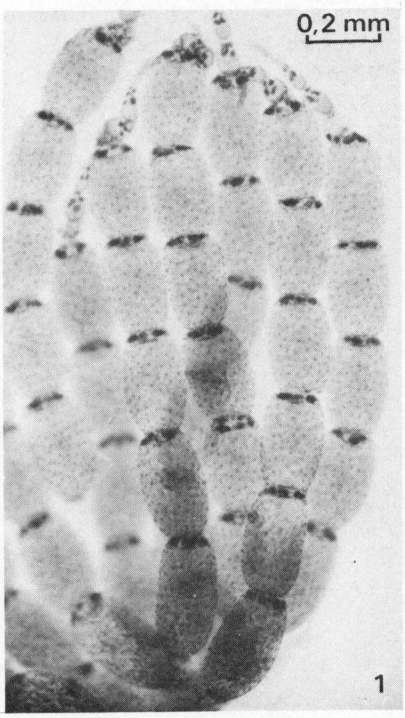
FIG. 2. — *Fin de la première vitellogenèse dans un ovaire de* Glyphotaelius pellucidus.

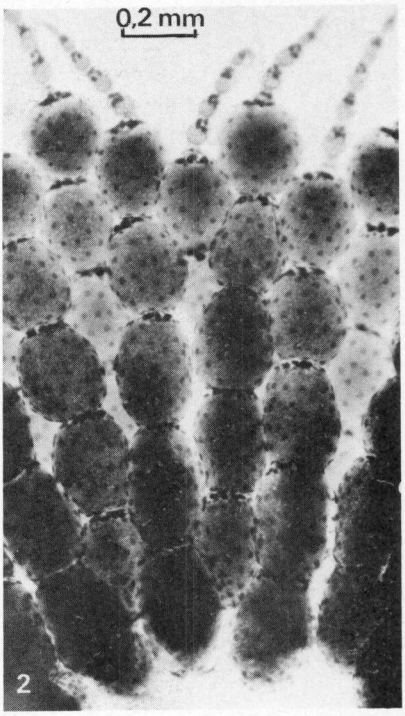
FIG. 3. — *Seconde vitellogenèse dans un ovaire de* L. lunatus.

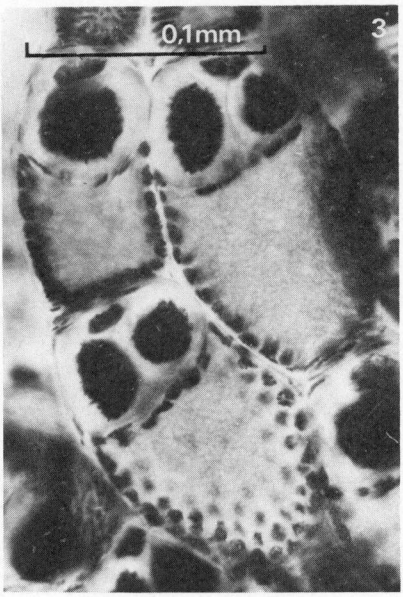
FIG. 4. — *Ovariole d'*Halesus radiatus *pendant la première vitellogenèse ; un follicule est pycnotique.*

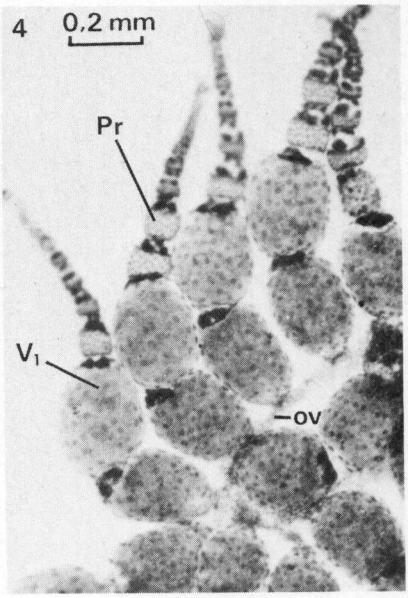
FIG. 5. — *Seconde vitellogenèse dans un ovaire d'*Anabolia nervosa.
Le calice des ovarioles est obstrué par le corps résidule, vestige des follicules de la première vitellogenèse.

cf : cellule folliculeuse ;
cr : corps résiduel ;
g : germarium ;
œ : œuf chorioné dans l'oviducte ;
ov : oviducte ;
Pr : ovocyte en prévitellogenèse ;
py : follicule pycnotique ;
t : trophocyte ;
V_1 et V_2 : ovocytes de la première et de la deuxième vitellogenèse.


0,2 mm
1


0,2 mm
2


0,1mm
3


4
0,2 mm
Pr
V1
ov

a) *La prévitellogenèse est continue*

Dans les ovarioles de type méroïstique polytrophique, les premiers complexes ovocyte-trophocytes apparaissent au cours du dernier stade larvaire et d'autres continueront à se former par la suite à partir du germarium.

Chaque ovocyte est associé à sept trophocytes. La seule exception est celle de *Plectrocnemia conspersa* où l'ovocyte est lié à trois trophocytes seulement (Pl. II, fig. 3).

Dès le début de la formation des complexes, des noyaux pycnotiques apparaissent dans la zone moyenne du germarium de tous les ovarioles.

Les complexes commencent à s'aligner dans le vitellarium peu avant la mue nymphale.

La prévitellogenèse commence au début de la nymphose : les premiers complexes ovocyte-trophocytes alignés, situés à la base du vitellarium, sont entourés de cellules folliculeuses et les follicules ainsi formés commencent à croître. D'autres follicules

TABLEAU I

Stades durant lesquels se produisent la première puis la seconde vitellogenèse et nombre modal d'ovocytes en vitellogenèse dans chaque ovariole chez différentes espèces de Trichoptères
A gauche, sept espèces de Limnéphilides et à droite des espèces appartenant à sept autres familles.

Espèces	V_1 Stade	V_1 Nombre modal	V_2 Stade	V_2 Nombre modal
Halesus radiatus	N + A	1-2	A	1
Anabolia nervosa	N + A	2-3	A	1-2
Micropterna sequax	A	1-2	A	1
Glyphotaelius pellucidus	A	2	A	1-2
Limnephilus rhombicus	A	3	A	3
Limnephilus centralis	A	3-4	A	2-3
Limnephilus lunatus	A	4-5	A	3
Sericostoma galeatum	N + A	2	A	2
Plectrocnemia conspersa	N + A	2	A	2
Agapetus delicatulus	N + A	4-5	A	2-3
Rhyacophila dorsalis	N + A	4-5	A	4
Hydroptila sp.	N + A	5	A	?
Hydropsyche sp.	N + A	5-6	A	3-4
Goera pilosa	N + A	5-6	A	2-3

V_1 et V_2 : première et deuxième vitellogenèse.
N : stade nymphal,
A : stade adulte.

s'organiseront pendant toute la nymphose et, chez certaines espèces, même durant la vie imaginale.

Les follicules en prévitellogenèse s'accroissent progressivement, si bien que dans chaque ovariole, leur taille est toujours de plus en plus grande de l'apex vers la base.

b) *Un premier groupe d'ovocytes entre en vitellogenèse*

Dans chaque ovariole, plusieurs ovocytes entrent presque simultanément en vitellogenèse : ce sont ceux qui se trouvent en position basale dans le vitellarium, tandis que les autres resteront en prévitellogenèse.

Le nombre modal d'ovocytes entrant en vitellogenèse dans chaque ovariole apparaît spécifiquement déterminé (tabl. I et Pl. I et II). Toutefois, ce nombre présente des variations en fonction de la position de l'ovariole dans l'ovaire, de l'origine de la population et des conditions de vie et d'élevage des animaux :

— Dans chaque femelle, les ovarioles de la base de l'ovaire ont fréquemment un, voire deux ovocytes en vitellogenèse de plus que ceux de l'apex.

— Les femelles appartenant à des populations diverses peuvent mûrir dans leurs ovarioles des nombres d'œufs différents. Des écarts ont été constatés entre des animaux de plusieurs souches ainsi qu'entre ceux qui vivent dans la nature et ceux qui sont élevés au laboratoire. A cet égard, les données recueillies chez *Anabolia nervosa* et présentées dans le tableau II sont significatives.

TABLEAU II

Nombre d'ovocytes en cours de maturation lors de la première (V_1), *puis de la deuxième* (V_2) *vitellogenèse, dans les ovarioles des femelles de trois populations d'*Anabolia nervosa

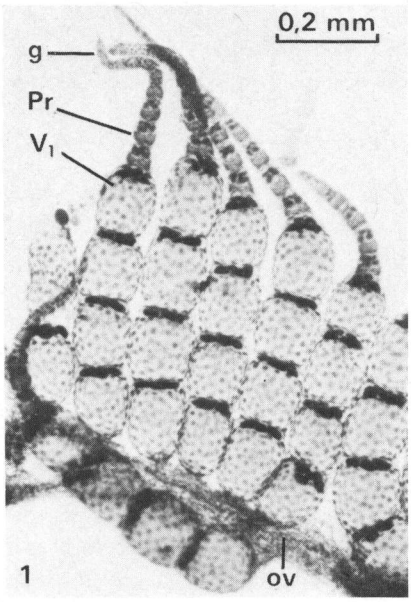
Origine de la population	V_1	V_2
Illet, nature.....	2-3	2
Illet, laboratoire	1-2	1-2
Saint-Barthélémy	3	2

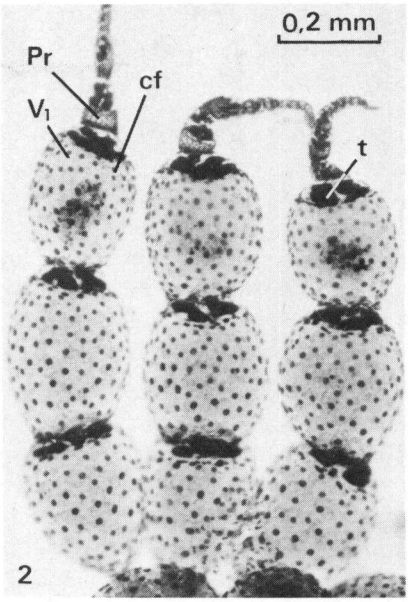
Parmi les deux populations provenant de la rivière Illet, près de Rennes, la première a effectué tout son développement dans la nature et la seconde au laboratoire. La troisième population, provenant de Saint-Barthélémy a effectué son développement dans la nature.

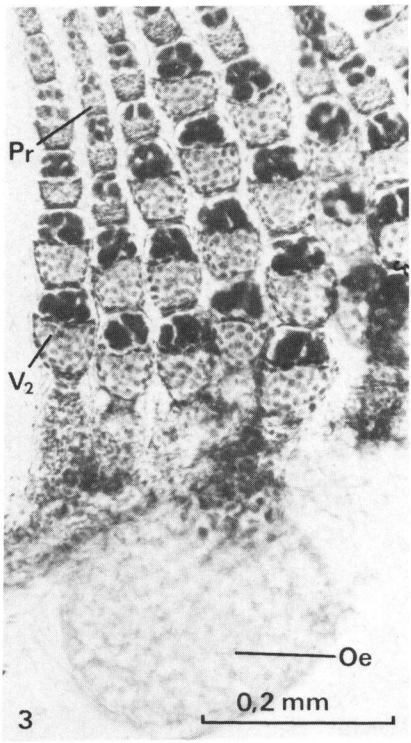
Chez la plupart des Trichoptères, l'ovogenèse se déroule au cours de la vie nymphale et la maturation des œufs est plus ou moins avancée lors de la mue imaginale. Toutefois, certains Limnéphilides à vie adulte longue, marquée par une diapause estivale, effectuent leur vitellogenèse au cours du stade imaginal. Cependant qu'elle ait lieu chez la nymphe ou chez l'adulte, la vitellogenèse se déroule toujours selon les mêmes modalités.

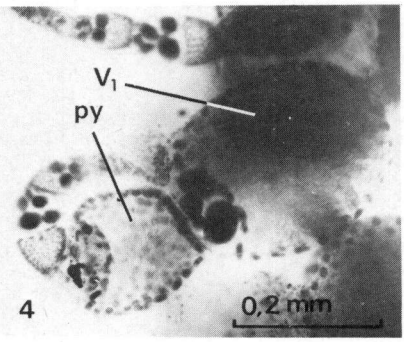
c) *Un complexe peut avorter à la fin du groupe en vitellogenèse*

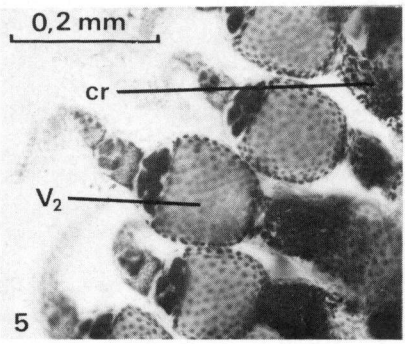
Dans le groupe d'ovocytes en cours de vitellogenèse le plus apical d'entre-eux devient assez souvent abortif. Il sera alors peu à peu résorbé. En raison de sa position,


0,2 mm
g
Pr
V1
ov
1


0,2 mm
Pr
cf
V1
t
2


Pr
V2
Oe
0,2 mm
3


V1
py
4
0,2 mm


0,2 mm
cr
V2
5

cet ovocyte est toujours le plus petit de ceux qui évoluent. Il semble bien que la pycnose ne puisse se produire que tant que la cellule sexuelle n'a pas atteint une taille limite. En effet, dans les follicules pycnotiques, les dimensions de l'ovocyte ne dépassent jamais les deux tiers de celles de l'œuf mûr.

L'avortement d'un follicule à l'extrémité du groupe de follicules en vitellogenèse ne se produit pas au niveau de tous les ovarioles d'un ovaire mais il a été observé chez toutes les espèces étudiées. Ce phénomène constitue donc un des traits caractéristiques du fonctionnement ovarien des Trichoptères (Pl. I, fig. 4).

Comme chez certains Lépidoptères, la présence d'un follicule abortif à la base de l'ovariole a pu être constatée. Il s'agit de cas très rares chez les Trichoptères, paraissant purement accidentels.

d) *Un second groupe d'ovocytes entre en vitellogenèse, il semble incapable de terminer son évolution*

Lorsque la maturation des œufs est terminée et parfois avant même leur descente dans les oviductes, une seconde vitellogenèse commence. Ses modalités sont comparables à celles de la première : c'est à nouveau un groupe défini d'ovocytes qui évoluent dans chaque ovariole mais leur nombre est fréquemment inférieur d'une ou deux unités (tabl. I). Ce second groupe d'ovocytes et celui de la première vitellogenèse sont contigus ou séparés par le follicule pycnotique lorsque ce dernier est présent.

Les ovocytes de ce second groupe continuent à évoluer même après la ponte des œufs issus de la première vitellogenèse. Mais leur maturation n'est jamais conduite jusqu'à son terme, du moins pour les espèces étudiées. Lorsque les femelles meurent, quelques jours après avoir pondu, les ovocytes de la seconde vitellogenèse ont atteint une taille très variable selon les individus et selon les espèces. L'état d'évolution le plus avancé a été observé chez les espèces où la maturation des œufs a lieu presque totalement durant la nymphose, *Anabolia nervosa* et *Sericostoma galeatum* notamment. L'explication de l'inefficacité de la seconde vitellogenèse apparaît évidente : le tissu adipeux des femelles est presque totalement épuisé après la maturation des œufs et les animaux ne s'alimentent pas pendant leur vie imaginale.

e) *Une dégénérescence ovocytaire sénile apparaît*

Parmi les ovocytes de la seconde série en vitellogenèse, beaucoup vont avorter. Ce second processus pycnotique commence plus ou moins tardivement : avant ou après la ponte. Cette dégénérescence affecte de nombreux follicules, souvent plusieurs par ovariole, et contribue à rendre inefficace la seconde vitellogenèse.

PLANCHE II. — *Ovarioles lors de la première vitellogenèse chez des espèces appartenant à différentes familles.*

FIG. 1. — *Hydropsychidae* : *Hydropsyche* sp.

FIG. 2. — *Goeridae* : *Goera pilosa.*

FIG. 3. — *Polycentropidae* : *Plectrocnemia conspersa.* Chaque follicule ne contient que trois trophocytes

FIG. 4. — *Sericostomatidae* : *Sericostoma galeatum.*

Conclusions

Chez les Trichoptères, l'évolution des cellules sexuelles femelles avant et pendant la prévitellogenèse est conforme au schéma général connu chez les insectes. Ensuite, cette évolution est caractérisée par la maturation pratiquement simultanée d'un premier groupe d'ovocytes dans chaque ovariole et, une fois ces œufs chorionés, par l'entrée en vitellogenèse d'un second groupe d'ovocytes. Les Trichoptères se rapprochent donc des insectes à vitellogenèse cyclique, notamment de *Labidura riparia* (Caussanel, 1975) où plusieurs ovocytes mûrissent également de façon presque simultanée dans chaque ovariole.

Toutefois, chez tous les Trichoptères étudiés, seule la première vitellogenèse conduit à la formation d'œufs chorionés, la seconde ne va jamais jusqu'à son terme. De plus, cette seconde vitellogenèse peut débuter avant même la descente des œufs mûrs dans les oviductes. Or, chez les autres insectes où la vitellogenèse est cyclique, plusieurs générations d'œufs arriveront à maturité et seront pondues séparément. En outre, une nouvelle vitellogenèse ne commence généralement qu'après la ponte des œufs précédemment formés.

Pendant la maturation des œufs des Trichoptères, le follicule le plus apical du groupe en vitellogenèse avorte souvent. Cette dégénérescence est à rapprocher de celle observée par Caussanel (1975) chez *Labidura riparia*, lors de la maturation de chaque génération d'œufs. L'avortement de la plupart des ovocytes du second cycle peut s'expliquer par le vieillissement des femelles et l'état d'épuisement de leurs réserves adipeuses.

Les mécanismes humoraux ou hormonaux susceptibles d'intervenir lors de la vitellogenèse des Trichoptères restent à étudier. Ils sont vraisemblablement aussi divers que chez les Lépidoptères, puisque comme pour ces derniers, la vitellogenèse se produit soit chez l'adulte, soit chez la nymphe puis l'adulte. Il faut souligner que cette diversité peut exister à l'intérieur d'une même famille de Trichoptères : les Limnéphilides, et doit être particulièrement favorable à une étude expérimentale.

Reçu pour publication en septembre 1977.

Summary

Vitellogenesis modalities in Trichoptera

The vitellogenesis was studied in fourteen species belonging to eight families. Its modalities are as follows : in each ovariole a definite and specific group of ovocytes become in vitellogenesis. These ovocytes, the lowest in the ovariole, ripe simultaneously while the others stay in previtellogenesis. The most apical ovocyte of the group in vitellogenesis sometimes fails to ripe. After the eggs maturation a second group of ovocytes, often with one or two units less, become in vitellogenesis. Most of them fail to ripe and none becomes completly ripe because the females have no more fat body and they soon die.

Références bibliographiques

ALLEGRET P., 1971. Périodes de fonctionnement apparent et de fonctionnement réel et utile des gonades chez les Lépidoptères. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **3-4,** 417-426.

BOUNHIOL J. J., 1972. Aperçu de la physiologie imaginale des Lépidoptères. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **97,** 557-607.

CAUSSANEL C., 1975. Cycles reproducteurs de la femelle de *Labidura riparia* et leurs contrôles neuroendocriniens. *Thèse Doctorat d'Etat*, Paris.

GOWER A. M., 1967. A study of *Limnephilus lunatus* Curtis (*Trichoptera, Limnephilidae*) with reference to its life cycle in watercress beds. *Trans. R. Entomol. Soc. Lond.*, 283-302.

JOLY P., 1968. Endocrinologie des Insectes. Masson, Paris, 1-344.

KARLINSKY A., 1977. Recherches expérimentales sur les mécanismes endocrines contrôlant la vitellogenèse chez un insecte Lépidoptère, *Pieris brassicae* L. Thèse Doctorat d'Etat, Paris.

KING R. C., AGGARWAL S. K., 1965. Oogenesis in *Hyalophora cecropia*. *Growth*, **29,** 17-83.

LE LANNIC J., 1975. Contribution à l'étude du développement et de la maturation de l'appareil reproducteur de *Limnephilus rhombicus* L. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **100,** 539-550.

LE LANNIC J., 1976. Développement de l'appareil reproducteur de quelques Trichoptères Limnéphilides et premières données expérimentales sur son fonctionnement. Thèse Doctorat 3e Cycle, Rennes.

MARSHALL W. S., 1907. The early history of the cellular elements of the ovary of a Phryganid, *Platyphylax designatus* Walk. *Z. Wiss. Zool.*, **86,** 214-237.

ROUSSET A., 1976. Les stades du développement ovarien de *Chrysopa perla* (*Neuroptera*). Etude histologique sur des femelles soumises à des conditions trophiques optimales. *Ann. Soc. Entomol. Fr.*, **12,** 405-417.

SINGH T., 1958. Ovulation and *corpus luteum* formation in *Locusta migratoria migratorioïdes*. Reiche and Fairmaire and *Schistocerca gregaria* Forskal. *Trans. R. Entomol. Soc. Lond.*, **110,** 1-20.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (4), 637-647.

Etude écophysiologique de la diapause hivernale chez les adultes de *Chaetocarabus intricatus* L. (*Coleoptera, Carabidae*)

J. C. MALAUSA

Station de Zoologie et de Lutte biologique
Centre de Recherches d'Antibes, I.N.R.A.,
06602 Antibes

Résumé

L'étude de la diapause obligatoire de *Chaetocarabus intricatus* L. porte sur les points suivants : sa phénologie dans la nature et dans les conditions de laboratoire, ses particularités physiologiques observées au niveau de l'ovaire, du corps gras et de la « pars intercerebralis » ; on la complète expérimentalement par la mise en évidence du rôle joué par l'injection d'hormone juvénile. Au cours de cette diapause de longue durée dont le développement se poursuit aux basses températures, l'ovogénèse se produit normalement ; mais on note l'absence du processus de vitellogénèse malgré la présence dans le tissu adipeux d'importantes réserves accumulées par l'adulte pendant la période de prédiapause. Une carence de synthèse de la neurohormone est observée au niveau du centre neurosécréteur médian du cerveau pendant la diapause. Cette synthèse reprend au moment où l'insecte retrouve son activité comportementale. La pratique des injections d'hormone juvénile donne des résultats positifs sur le rétablissement de la ponte de femelles en diapause.

Introduction

La majorité des Carabiques dont la période de reproduction se situe au printemps (Larsson, 1939) présente en hiver, à l'état imaginal, un arrêt d'activité relativement long, ainsi que cela a déjà été signalé chez divers coléoptères phytophages (*Nitidulidae*, *Curculionidae*, etc...).

Le facteur externe qui agit de façon prépondérante sur le déroulement de ces diapauses hivernales est le froid (Jourdheuil et Missonnier, 1964) mais il existe des cas où la photopériode a un rôle important comme par exemple chez le Carabique *Pterostichus nigrita* F. (Thiele, 1966).

Du point de vue endocrinologique, la diapause imaginale des insectes provient d'une déficience du cerveau à produire ou à libérer son facteur allatostimulateur et d'une augmentation sanguine des estérases spécifiques de l'hormone juvénile qui provoque l'effondrement de la teneur hémolymphatique en hormone juvénile à fonction gonadotrope (Girardie, 1976).

Bien que l'arrêt d'activité intervienne chez les deux sexes, nous nous proposons d'étudier dans ce travail les caractéristiques écophysiologiques de la diapause de

la fonction reproductrice des femelles par l'observation conjointe des ovaires, du corps gras et du centre neurosecréteur médian du cerveau. A l'appui de ces études, l'expérimentation d'injection d'hormone juvénile nous permet de préciser le rôle joué par ce corps et d'extrapoler à ce qui se passe naturellement pendant la diapause.

I. — Matériel et méthodes

Les insectes faisant l'objet d'observations ou d'expérimentation ont deux origines suivant le but recherché : les insectes issus de la nature sont prélevés dans les châtaigneraies de la vallée de la Vésubie entre 700 et 1 000 m d'altitude dans les Alpes-Maritimes à l'aide de pièges à fosse (type Barber) pour les insectes actifs, ou directement dans leur loge hivernale pour les insectes en diapause. Les autres individus proviennent des élevages effectués dans les laboratoires de la Station de Zoologie d'Antibes (I.N.R.A.) ; les séries expérimentales sont prélevées au hasard dans ces mêmes populations.

Les méthodes d'élevage utilisées ont déjà fait l'objet d'une note (Malausa, sous presse). Nous ne rappellerons que les conditions d'ambiance dans lesquelles les adultes sont conservés. Les insectes actifs sont maintenus à une température de 20 °C, une hygrométrie de 80 p. 100 et une photopériode de 16 L/8 D alors que les individus en diapause séjournent à des températures de 5 °C et à l'obscurité, l'hygrométrie demeurant la même.

Les pesées sont effectuées avec une microbalance Mettler d'une précision de 10^{-4} g.

Les observations des ovaires ont lieu après dissection dans le liquide physiologique de Ringer sous la loupe binoculaire.

En ce qui concerne les techniques histologiques, les préparations sont fixées au Bouin trichloracétique pendant 48 h ; après inclusion à la paraffine, on pratique des coupes sériées de 6 à 7 μ d'épaisseur ; ces dernières sont colorées à la fuchsine paraldéhyde selon la méthode d'Ewen.

L'hormone juvénile utilisée est de la Biojine 100 synthétique fournie gracieusement par les laboratoires Roussel-UCLAF (Romainville France) au professeur Girardie. La substance diluée dans l'huile d'olive neutre est injectée à raison de 25 μg dans 5 μl d'huile à des femelles adultes en début de diapause de *C. intricatus* de nos élevages. Deux injections intra-abdominales sont effectuées respectivement 4 et 5 semaines après l'émergence. Les témoins reçoivent en même temps une injection de 5 μl d'huile d'olive pure.

II. — La diapause dans la nature

1. — *La prédiapause*

L'entrée en diapause de *C. intricatus* se situe en automne. Dans les Alpes Méridionales, elle se produit au mois d'octobre ; avant l'immobilisation, une courte période d'activité alimentaire permet à l'insecte d'accumuler des réserves dans le tissu adipeux. L'adulte à son émergence, a en effet un corps gras très peu développé. Une telle période d'alimentation dure de 30 à 40 jours et caractérise la prédiapause ;

ceci a été vérifié par la réalisation d'observations anatomiques (dissections de la cavité générale) et par l'emploi de méthodes gravimétriques (la fig. 1 représente l'évolution du poids frais de l'imago en fonction de son âge). Ces courbes montrent l'apparition d'une stabilisation du poids après un délai d'environ un mois ; par la suite, les adultes ne s'alimentent pratiquement plus, même si on les maintient expérimentalement dans des conditions constantes de 20 °C, 80 p. 100 H.R. et une photopériode de 16 L/8 D. A ce moment, le corps gras abondant occupe toute la cavité générale et cache les organes internes. La diapause s'installe donc de façon obligatoire un mois après l'émergence.

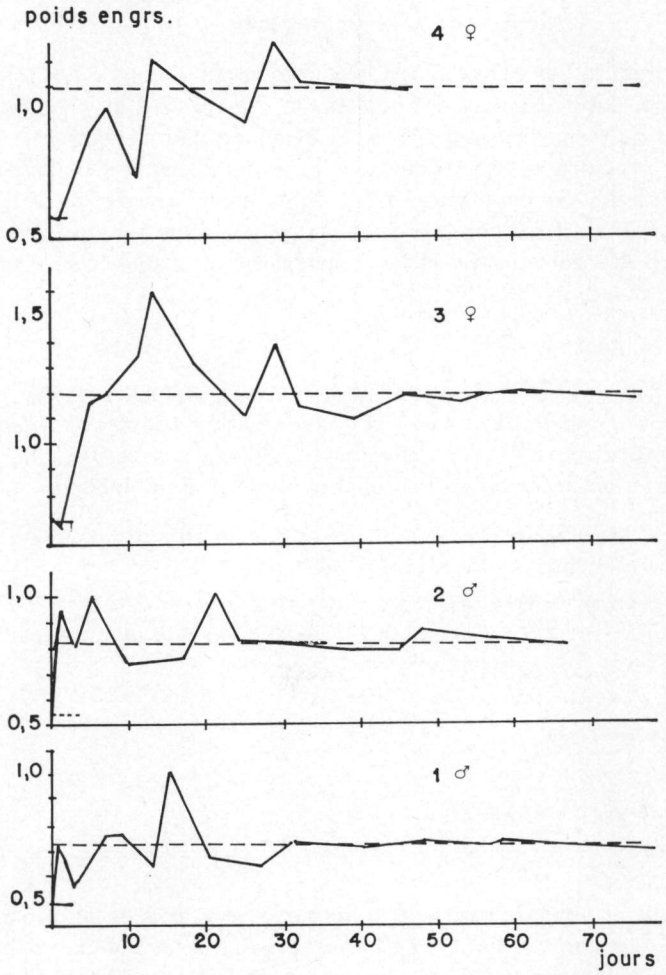


FIG. 1. — *Variations du poids en fonction du temps des adultes de* C. intricatus *pendant la prédiapause.*

La dissection des organes génitaux internes révèle la présence de huit ovarioles en moyenne dans chaque ovaire (six à neuf suivant les individus). Le nombre d'ovocytes différenciés visibles dans chaque ovariole varie en fonction de l'âge de l'insecte. A l'émergence, aucun ovocyte différencié n'est présent dans le vitellarium et la ponte

des ovogonies du germarium vers la vitellarium n'a pas débuté. Les ovarioles sont de petite taille (3 mm de long sur 0,3 mm de large à la base). Morphologiquement, le germarium est bien séparé du vitellarium par une petite dépression.

Dans les conditions constantes d'élevage précitées, la descente des ovocytes dans le vitellarium commence dès l'émergence de l'adulte. Quinze jours après, le premier ovocyte de petite taille (0,10-0,15 mm de diamètre) très réfringent apparaît dans le germarium ; un mois plus tard, c'est-à-dire vers la fin de l'état de prédiapause, nous en observons déjà deux ou trois ayant les mêmes caractéristiques que le précédent.

2. — *La diapause*

Dans la nature, l'entrée en diapause s'accompagne de modifications du comportement comme l'enfouissement des adultes dans le substrat ou à l'intérieur de loges dans l'humus de vieux troncs d'arbres en décomposition et comme la manifestation d'un instinct grégaire qui se traduit par le rassemblement de plusieurs individus. En fait, si l'on maintient ces insectes à des températures proches de 20 °C, on observe non pas un arrêt d'activité comportementale comme dans la nature, mais un blocage de la fonction de reproduction et les individus peuvent ainsi survivre plus d'un an sans se reproduire.

Evolution de la diapause.

Durant l'hiver 1974-1975, des prélèvements de carabes inactifs furent effectués tous les 15 jours depuis l'automne ; chaque fois, cinq couples sont placés dans des conditions favorables à leur réactivation au laboratoire (20 °C, 80 p. 100 H.R., 16 L/8 D) ; le temps nécessaire à la première ponte est noté (tabl. 1).

TABLEAU 1

Dates du prélèvement et de la réactivation des couples de C. intricatus *(hiver* 1974-1975)

Date de prélèvement dans la nature	24.X	28.X	25.XI	9.XII	16.XII	7.I	28.I	17.II
Date de la première ponte	—	—	—	—	—	—	22.II	15.III
Nombre de jours de réactivation	—	—	—	—	—	—	25 j	26 j
Total des œufs pondus par femelle	0	0	0	0	0	0	14	12

La période critique de sortie de la diapause se situe à la fin du mois de janvier pour *C. intricatus* dans le Sud-Est de la France. Après cette date, toutes les femelles prélevées pondent dans un délai assez court de 25 jours. Avant, il est impossible d'obtenir la ponte (même après 6 mois dans ces conditions de réactivation) et un facteur externe important a été supprimé par le prélèvement trop précoce de ces individus. Nous avons expérimenté les photopériodes et les basses températures comme facteurs de levée de la diapause (voir chapitre III : la diapause en laboratoire).

Le corps gras durant cette période est aussi développé qu'à la fin de la prédiapause et aucune diminution n'est observée lors des dissections régulièrement effectuées.

La morphologie des ovarioles ne change pas tout au long de la diapause lorsque le nombre d'ovocytes contenus dans le vitellarium a atteint son maximum, c'est-à-dire sept à huit ; ce stade est atteint 2 à 3 mois après l'émergence. Les ovocytes se chargent de vitellus au fur et à mesure de leur descente dans le vitellarium mais ne dépassent guère la taille de 1 mm de long. En effet, les ovocytes les plus âgées dégénèrent périodiquement à la base des gaines ovariques et forment des corps de régression pigmentés de jaune. Le rythme de dégénérescence des ovocytes équivaut sensiblement à celui de leur émission par le germarium puisque leur nombre reste constant tout au long de la diapause.

Le centre neurosécréteur médian du cerveau a une position très superficielle et se révèle très étroit lors de l'observation des coupes histologiques. Ces dernières montrent la présence de cellules A (CNS A) uniquement, contenant des inclusions cytoplasmiques de neurosecrétat sous forme de granules ; ces derniers s'y trouvent en quantité plus ou moins importante suivant l'état de l'insecte. Le nombre de cellules A demeure relativement constant quel que soit le sexe de l'insecte. On en dénombre entre cinquante-cinq et soixante-dix dans la « pars intercerebralis » de *C. intricatus*. Nous les divisons arbitrairement en trois types selon la quantité apparente de neurosécrétat contenu dans leur péricaryon.

— Type AI : Le péricaryon peu fuchsinophile contient très peu de granules de neurosecrétat.

— Type AII : Le péricaryon présente une densité plus importante de granules de neurosécrétat qui lui donne un aspect d'ensemble grisâtre (mélange pourpre sur fond vert), à l'observation microscopique.

— Type AIII : Le péricaryon très fuchsinophile contient beaucoup de neurosécrétat et est d'une couleur pourpre foncé.

Nous avons ainsi établi le diagramme de pourcentage des trois types de CNS A en fonction de l'état physiologique de l'insecte prélevé dans la nature (fig. 2). La « pars intercerebralis » des individus en diapause prélevés au mois de décembre présente des CNS A peu fuchsinophiles mais toutes contiennent des granules de neurosécrétat (fig. 3).

3. — *La post-diapause*

Nous avons vu que les individus en diapause prélevés dans la nature après la fin du mois de janvier pondent rapidement s'ils sont placés dans les conditions optimales de réactivation. Par contre, ces insectes ne quittent leur loge hivernale que vers le mois d'avril dans nos régions. Cette période de 2 mois environ séparant ces deux étapes de la sortie de diapause et de la reprise d'activité comportementale est caractéristique d'une quiescence, la réactivation pouvant intervenir dès le retour de conditions externes favorables à cette activité.

Le corps gras et les ovaires sont morphologiquement identiques à ce qu'ils sont durant la diapause.

4. — *Activité génitale*

La reprise de l'activité comportementale s'accompagne d'une prise de nourriture extrêmement abondante. Le processus de maturation des ovaires débute aussitôt après cette réactivation et le comportement sexuel apparaît dès les premiers jours.

La ponte intervient dans les 15 jours à 1 mois. Les ovaires sont alors distendus par les œufs chargés en vitellus, prêts à être émis. Ils ont atteint leur taille définitive de 6 mm sur 3.

Les réserves du corps gras s'épuisent pendant la vitellogénèse et disparaissent pratiquement après la ponte.

Au niveau du centre neurosecréteur médian, les individus récoltés dès les premiers jours d'activité (31 mars) présentent une proportion de CNS A très fuchsinophiles bien plus importante par rapport à celle notée chez les insectes en diapause (fig. 2 et 4).

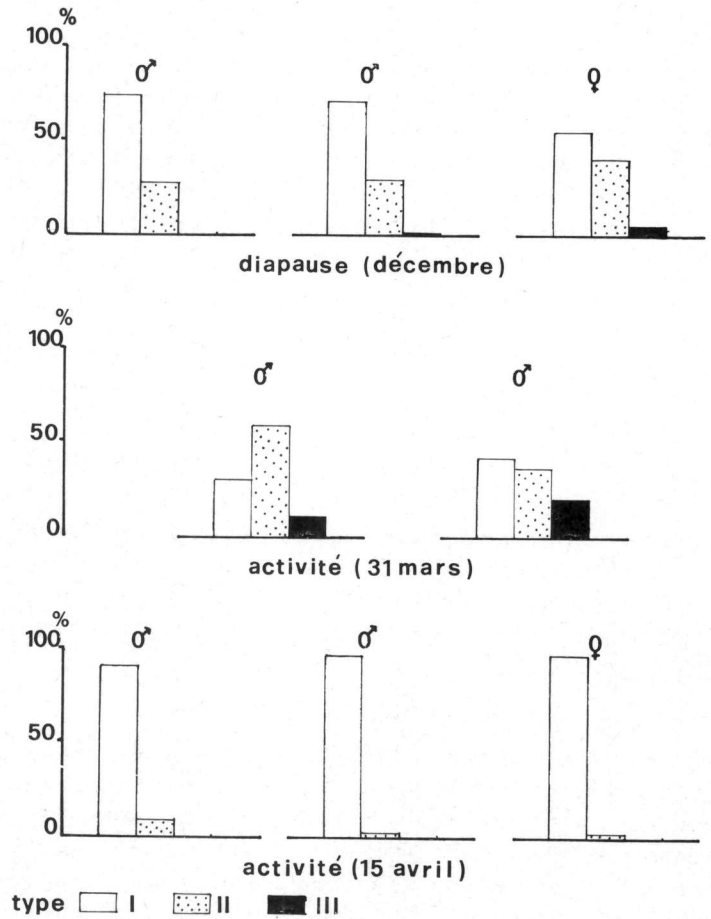


FIG. 2. — *Pourcentages relatifs des trois types de cellules A de la « pars intercerebralis » de C. intricatus issus de la nature en fonction de leur état physiologique.*

Chez les insectes en activité prélevés plus tard (15 avril), une baisse spectaculaire de la densité des granules de neurosecrétat est observée dans le péricaryon des cellules neurosécrétrices A. (fig. 2). Nous ne sommes pas en mesure de fournir une explication satisfaisante de ce phénomène car tous les insectes proviennent de la nature.

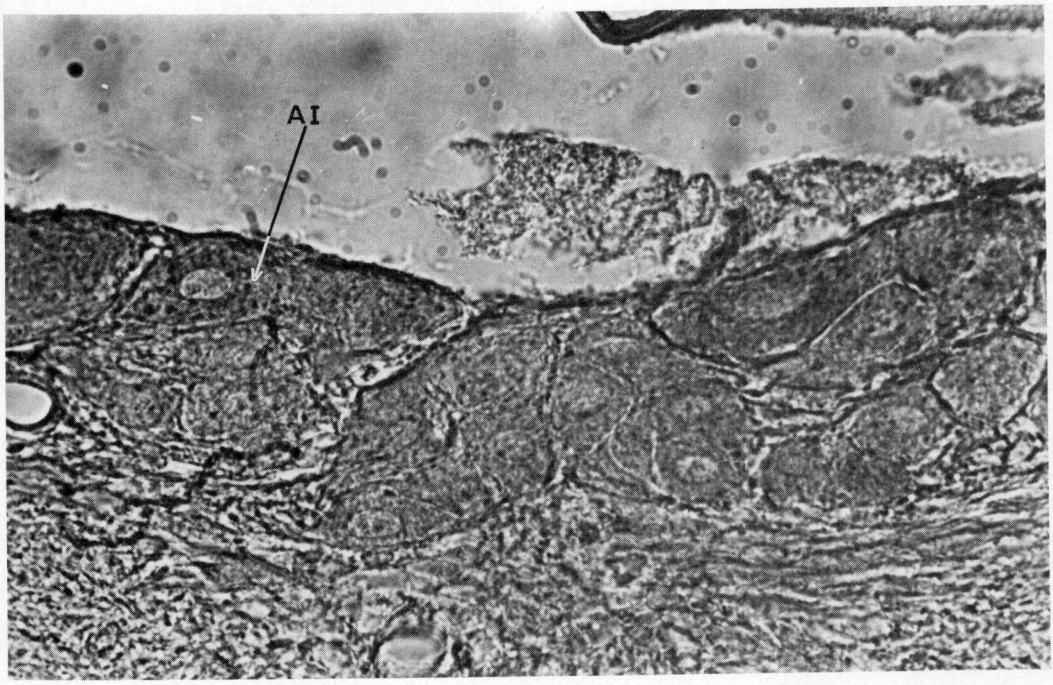


FIG. 3. — *Pars intercerebralis* de C. intricatus *mâle en diapause.*

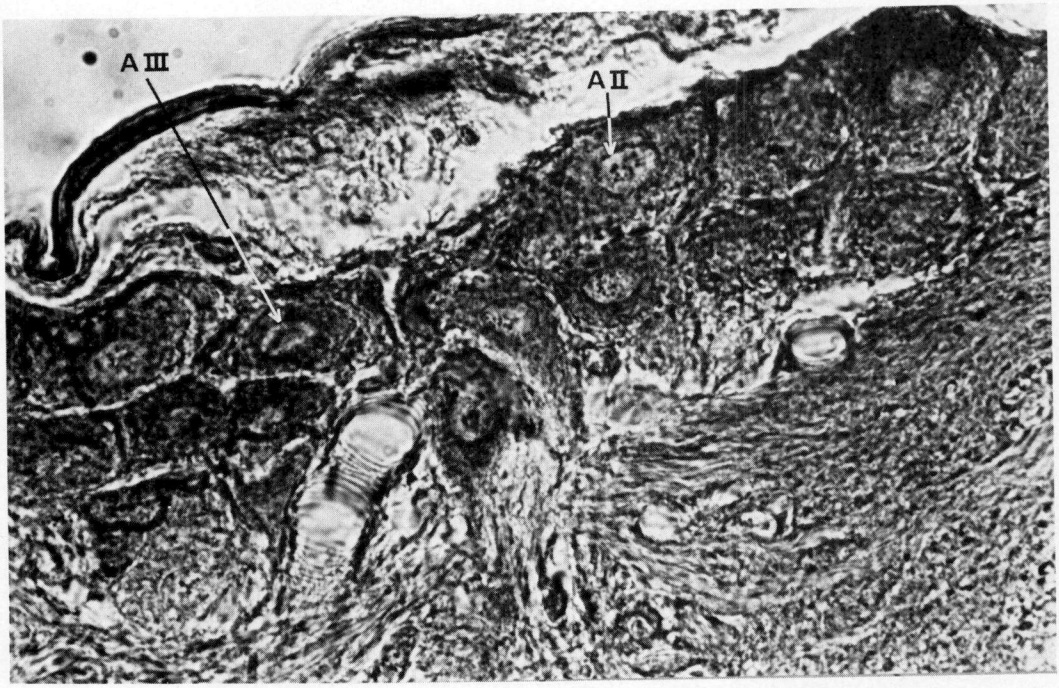


FIG. 4. — *Pars intercerebralis* de C. intricatus *mâle en activité à la sortie de diapause.*

III. — La diapause en laboratoire : effets des facteurs externes

Nous avons tenté de définir et de rétablir en laboratoire les facteurs externes pouvant intervenir dans le déroulement de la diapause.

1. — *Les photopériodes*

L'exposition pour des durées allant de 1 à 6 mois à des photopériodes courtes (8 L/16 D) ou longues (16 L/8 D) de femelles de *C. intricatus* en diapause ne nous a donné aucun résultat sur le rétablissement de la ponte (la température et l'hygrométrie étant constantes : 20 °C et 80 p. 100). Des dissections des ovaires n'ont montré aucune évolution vers la maturation.

2. — *Les basses températures*

Des périodes d'expositions différentes au froid (5 °C) ont été expérimentées à l'obscurité. Cinq mois à cette température s'avèrent nécessaires à *C. intricatus* pour obtenir la première ponte après retour dans des conditions de températures favorables de 20 °C.

A titre de comparaison, 3 mois à 5 °C suffisent à *Carabus auratus* L. Notons que ces passages de 5 °C à 20 °C et inversement ne se font pas directement mais avec une étape de 15 jours environ à une température intermédiaire de 12 °C.

Parmi les deux facteurs étudiés, seul le froid semble jouer un rôle déterminant.

IV. — Hormone juvénile et diapause

Les résultats de l'injection de l'hormone juvénile sont rassemblés dans le tableau 2. L'origine des temps J 0 (Jour 0) correspond au jour de la première injection. Les termes caractérisant l'état des ovaires sont définis dans les travaux de Rolley (1971). La dernière colonne du tableau mentionne les tailles extrêmes des ovocytes les plus âgés parmi les ovarioles des deux ovaires d'un même individu.

L'effet de l'hormone juvénile est très net sur la maturation ovarienne et la ponte. Tous les individus traités ont pondu ou possèdent des ovaires mûrs dont les ovocytes I dépassent la taille de 2mm. Par contre, les ovaires des femelles ayant pondu sont en régression : les ovocytes les plus âgées dégénèrent à nouveau, car l'hormone juvénile injectée est rapidement métabolisée. Son taux dans l'hémolymphe devient insuffisant pour assurer sa fonction gonadotrope.

Nous montrons ainsi, que dès l'entrée en diapause, les ovaires se révèlent capables de répondre à une telle stimulation expérimentale ; cette dernière favorise l'accumulation du vitellus jusqu'à la maturation complète de l'œuf. Chez les témoins les ovaires conservent l'aspect de ceux décrits dans le chapitre de la diapause. Aucune évolution n'est constatée.

V. — Discussions

La diapause obligatoire de *C. intricatus* dont l'installation est inscrite dans le patrimoine génétique de l'espèce est donc sous la dépendance du facteur froid,

TABLEAU 2

Effet gonadotrope de l'injection d'hormone juvénile chez C. intricatus ♀
(origine J 0 = jour de la première injection)

Date 1re injection J 0 = 6.IV.1976	N°	Mortalité et date	Date 1re ponte	Nombre d'œufs pondus	Dissection des ovaires		
					Date	Etat des ovaires	Taille œuf ou ovoc. I
	1				J 22	mûrs	5-5,5 mm
	2		J 14	1	J 22	en régression	2 mm
	3		J 14	1	J 22	en régression	2-2,5 mm
	4		J 14	1	J 22	en régression	2-2,5 mm
	5	1 ♀ J 14			J 14	en voie de maturation	2 mm
Témoins	1				J 22	immature	0,6-0,8 mm
	2				J 22	immature	0,8-1 mm
	3				J 22	immature	0,6-0,8 mm
	4				J 22	immature	0,6-0,8 mm
	5				J 22	immature	0,6-0,8 mm

nécessaire à la reprise du développement. Ce type d'arrêt d'activité est peu connu parmi les espèces de Carabiques étudiées jusqu'à présent.

Le corps gras très peu développé à la naissance est accumulé pendant la prédiapause contrairement aux insectes entomophages comme *Thersilochus melanogaster* Thoms. dont le tissu adipeux est très abondant dans l'abdomen de l'adulte à l'émergence (Jourdheuil, 1960). Ce tissu adipeux ne diminuera que pendant la période de reproduction.

Au niveau du germarium, l'ovogenèse a lieu même pendant la diapause hivernale. Par contre, le développement de l'ovaire (en l'occurrence la vitellogenèse) est ralenti par des processus de dégénérescence des ovocytes les plus âgés périodiquement interrompus par l'activité des « corpora allata » (Joly, 1950). Le phénomène est identique à celui observé chez les *Dysticidae* (Joly, 1945).

L'état de diapause chez *C. intricatus* ne se caractérise pas par une rétention du produit de neurosecrétion dans les péricaryons de type A de la « pars intercerebralis » comme cela se produit le plus fréquemment (Girardie, 1976) mais par une déficience en matériel fuchsinophile : on l'observe à nouveau en abondance au moment où les insectes retrouvent leur activité comportementale, ce qui montre une reprise de la synthèse du facteur gonado-stimulateur. Le tractus interne devient alors visible et permet de suivre le cheminement du neurosecrétat vers les « corpora cardiaca ». Le repos endocrine du cerveau est dû ainsi à un défaut de synthèse comme chez *Lucilia* (Fraser, 1959) et *Pyrgomorpha* (Abou-Elela, 1972).

Le rétablissement artificiel du taux d'hormone juvénile dont la synthèse est ralentie à cause du repos des centres cérébraux supérieurs, permet la reprise du

développement de l'insecte. Des essais analogues d'injection d'hormone juvénile, déjà tentés avec succès sur beaucoup d'insectes, tendent à se confirmer chez ces coléoptères (Ferenz, 1973 ; Ferenz et Holters, 1975). Ces auteurs obtiennent des résultats positifs sur le rétablissement de la maturité des gonades sur les mâles de trois espèces de Carabiques appartenant au genre *Pterostichus*.

VI. — Conclusions

Il existe chez *C. intricatus* une diapause imaginale à caractère obligatoire. Celle-ci s'installe peu après la mue imaginale à l'automne et une inhibition du développement des organes génitaux, notamment des ovaires, jusqu'au printemps suivant, imprime un cycle annuel obligatoirement univoltin. Ce type de cycle avec diapause imaginale obligatoire en période hivernale est commune chez la tribu des *Carabini* et nous l'avons d'ores et déjà mis en évidence sur une quinzaine d'espèces que nous avons élevées.

Cette diapause peut être éliminée par un séjour d'assez longue durée au froid (5 mois à 5 °C). Dans les conditions naturelles, cet état disparaît à la fin du mois de janvier pour faire place à une quiescence liée à l'existence de conditions thermiques encore défavorables à la reprise d'activité et au développement des organes génitaux.

A cours de la diapause, il se produit une différenciation et un développement très lent des ovocytes avec dégénérescence périodique des plus âgés. Cette particularité du fonctionnement ovarien semble liée à une synthèse insuffisante du neurosécrétat par les CNS A du cerveau qui de ce fait, n'exercent pas une action stimulatrice suffisante sur les « corpora allata ». L'injection d'hormone juvénile suffit en général à déclencher la production d'œufs mûrs dans des délais très courts.

Reçu pour publication en septembre 1977.

Summary

Ecophysiological study of imaginal diapause in
Chaetocarabus intricatus *L.* (Coleoptera Carabidae)

In this work about the obligatory diapause of *Chaetocarabus intricatus* L. different points are studied : its phenology in natural and laboratory conditions, its physiologistic characteristics observed in ovaries and brain (« pars intercerebralis ») and experimental complement with the effect of juvenil hormone. During this very long lasting diapause which requests cold temperature, the ovogenesis is normal but the vitellogenesis doesn't occur in spite of abundant material accumulated during prediapause period by imago. We observe a synthese's diminution of neurosecretary cells of the « pars intercerebralis » during diapause. Juvenile hormone gives positive results on egg laying by diapausing females.

Références bibliographiques

ABOU-ELELA R. G., 1972. *Thèse Paris*, 135 p.

FERENZ H. J., 1973. Juvenile hormone-initiated sexual maturity in males of *Pterostichus nigrita* F. (Col. Carab.). *Experientia*, **29**, 356.

FERENZ H. J., HOLTERS W., 1975. Corpus allatum hormone induced maturation in males of three carabid species of the genus *Pterostichus* (*Coleoptera Carabidae*). *Entomol. exp. appl.*, **18**, 238-243.

FRASER A., 1959. Neurosecretion in the brain of the larva of the sheep blowfly, *Lucilia caesar*. *Quart. J. Microsc. Sci.*, **100,** 377-394.

GIRARDIE A., 1976. Aspects neuroendocrines de la diapause chez les insectes. *Bull. Soc. Ecophysiol.* **1,** 23-29.

JOLY P., 1945. La fonction ovarienne et son contrôle humoral chez les *Dysticidae*. Thèse Doctorat d'Etat Paris. *Arch. Zool. exp. gen.*, **84,** 50-164.

JOLY P., 1950. Fonctionnement ovarien des Carabes. *C. R. Soc. Biol.*, **144,** 1217-1220.

JOURDHEUIL P., 1960. Influence de quelques facteurs écologiques sur les fluctuations de population d'une biocénose parasitaire. *Ann. de l'I.N.R.A. Série C. Ann. des épiphyties*, **11,** 445-658.

JOURDHEUIL P., MISSONNIER J., 1964. Remarques sur quelques phénomènes de régulation du cycle saisonnier des insectes. *Rev. Génér. Sci.*, **71,** 25-37.

LARSSON S. G., 1939. Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden. *Entomol. Meddelels*, **20,** 273-530.

MALAUSA J. C. (sous presse). L'élevage des Coléoptères *Carabidae* dans la perspective d'une multiplication de masse. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*

ROLLEY F., 1971. La migration chez les Coccinelles aphidiphages. *Mémoire de stage D.E.A. Université Aix-Marseille I*, 40 p.

THIELE H. U., 1966. Einflüsse der Photoperiode auf die Diapause von Carabiden. *Z. Angew. Entomol.*, **58,** 143-149.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (4), 649-663.

Vers la définition d'un programme de développement larvaire

Madeleine COULON

Laboratoire de Biométrie.
Université Claude Bernard Lyon I
43, bd 11 *novembre* 1918, 69621 *Villeurbanne*

Résumé

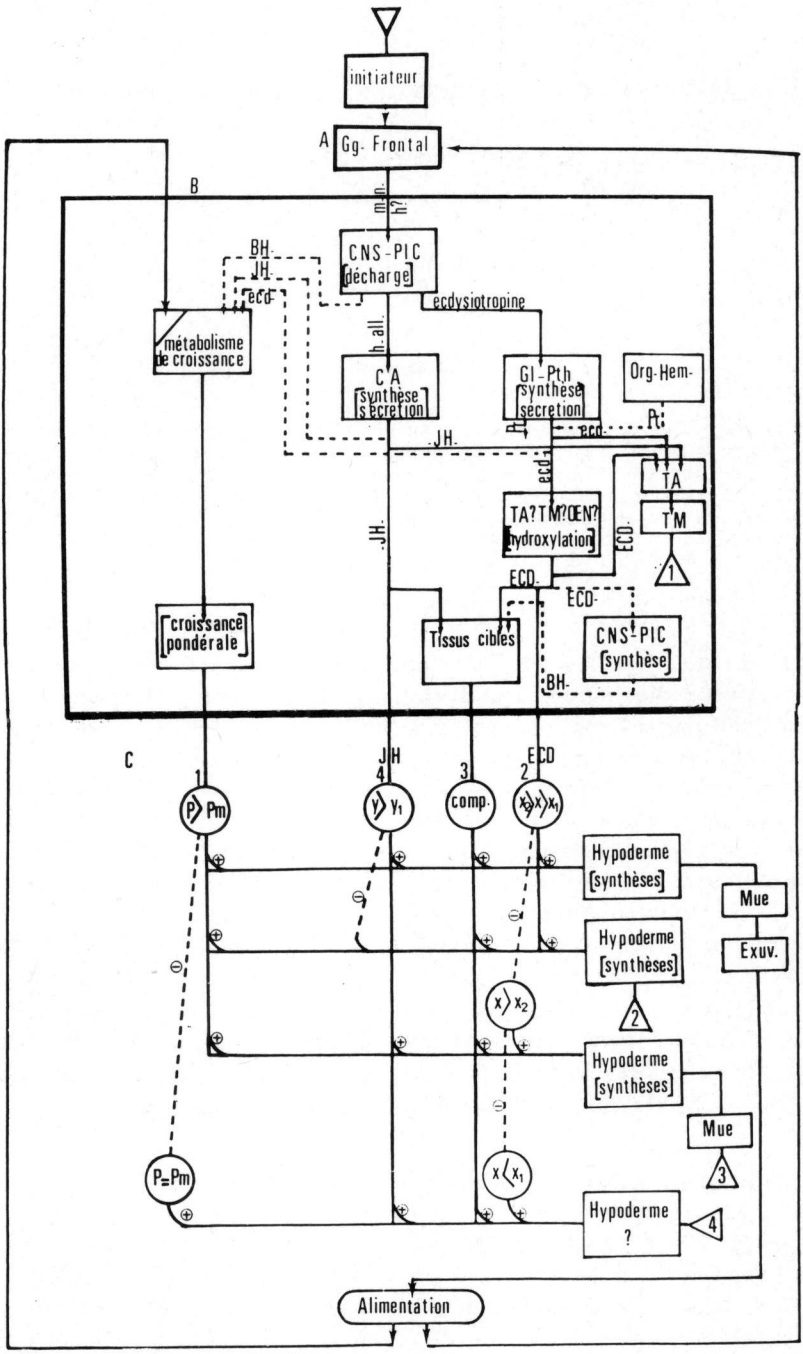
Par analogie avec la notion de programme en informatique, nous décrivons chez les insectes l'organigramme du programme de développement larvaire. Un ensemble de données bibliographiques sont synthétisées permettant de définir le déterminisme de la croissance larvaire (déterminisme de la mue). La logique de ce programme permet en outre d'interpréter des phénomènes observés après des traitements divers (par les radiations ionisantes en particulier).

La notion de programme de développement, bien que très ancienne et largement employée, garde toujours un caractère conceptuel et abstrait. Chez les insectes nous avons assimilé les diverses séquences caractérisant le développement larvaire au déroulement d'un programme, le concept de programme étant en l'occurrence celui-là même qui a cours dans le domaine de l'informatique. Notre synthèse d'un ensemble de données bibliographiques se concrétise par un organigramme dont la formulation permet non seulement de rendre explicite la programmation du développement larvaire, mais aussi d'intégrer et d'interpréter les phénomènes observés après des traitements divers (jeûne, radiations ionisantes, chocs thermiques ou tout autre type d'interventions), en particulier ceux apparaissant à plus ou moins long terme. Ces données sont la plupart du temps éparses dans la littérature, et portent sur l'étude des cycles nutritionnels, des cycles endocrines et des régulations endocrines des phénomènes de croissance. Nous pourrons intégrer l'ensemble de ces données dans un programme général de développement comportant le cycle des mues, l'évolution particulière de systèmes tels que les disques imaginaux, ou les gonades.

I. — L'organigramme du programme de développement larvaire d'un insecte

Le langage informatique des programmes consiste à écrire un message à une adresse (mémoire) afin qu'une opération donnée soit effectuée, et à coordonner un ensemble de telles instructions par des relations de succession et de choix.

Nous avons utilisé la définition de Wigglesworth : « Hormones are essentialy « messagers » wich serve to inform a given cell or tissue that the time has come put into operation one or other of activities with which that cell or tissue is endowed. »


initiateur
A
Gg. Frontal
B
m.n.
h?
CNS-PIC
[décharge]
BH.
JH.
ecd.
ecdysiotropine
métabolisme
de croissance
h. all.
CA
[synthèse
sécrétion]
Gl-Pth
[synthèse
sécrétion]
Org-Hem-
Pt
ecd.
JH.
TA
TM
TA?TM?OEN?
[hydroxylation]
ECD.
1
ECD.
ECD.
[croissance
pondérale]
Tissus cibles
CNS-PIC
[synthèse]
BH.
C
JH
ECD
1
4
3
2
P > Pm
y > y1
comp.
x2 > x > x1
Hypoderme
[synthèses]
Mue
Exuv.
Hypoderme
[synthèses]
2
x > x2
Hypoderme
[synthèses]
Mue
3
P=Pm
x < x1
Hypoderme
?
4
Alimentation

Nous avons admis l'analogie suivante :

message : hormone, ou tout autre produit (⟶)

adresse : tissu ou organe ☐

opération à effectuer : activité de ce tissu ou organe [ ]

L'organigramme de la figure 1 est basé sur l'ensemble des données bibliographiques actuelles. Nous allons le justifier et le commenter. Ce programme écrit pour le développement larvaire pourra être relié au programme de développement embryonnaire et aux programmes post-larvaires.

1. Le programme sera enclenché si l'*initiateur* en a donné l'ordre. L'initiateur du programme de développement larvaire est le phénomène qui permet le déclenchement du premier cycle de mue ; *a priori* on pourrait penser que cet initiateur est l'éclosion ou plus particulièrement l'un des phénomènes simultané à cette éclosion. Nous verrons dans la discussion que ce n'est pas le cas pour *Bombyx mori* ; par ailleurs aucune donnée bibliographique ne permet de le définir chez d'autres insectes pour l'instant.

2. A chaque cycle de mue, lors de la reprise de l'alimentation, un message sensoriel est perçu au niveau du ganglion frontal, qui lui même par des fibres efférentes transmet le message aux ganglions cérébroïdes permettant ainsi la libération des

---

FIG. 1. — *Organigramme du programme de développement larvaire d'un insecte.*

▽Entrée. △Sortie.

☐ Adresse (tissu ou organe). [ ]Opération à effectuer (synthèse, sécrétion...).

◯Comparateur du bloc « décision ». ⟶ Message (hormone ou autre produit). A : « bloc début » ; B : « bloc traitement » ; C : « bloc décision ».

Gg frontal : ganglion frontal ; CNS-PIC : cellules neurosécrétrices de la pars intercerebralis ; CA : corpora allata ; GI Pth : glande prothoracique ; Org Hem : organe hématopoïétique ; TA : tissu adipeux ; TM : tubes de Malpighi ; OEN : œnocytes.

m. n. : message nerveux ; h : hormone (issue du gg frontal) ; BH : brain hormone ; h. all. : hormone allatotrope ; JH : hormone juvénile ; ecd : ecdysone (α) ; ECD : ecdystérone (β) ; Pr : facteur protéique.

P : poids ; Pm : poids minimum ; y : taux d'hormone juvénile ; comp. : compétence des tissus cibles ; x : taux d'ecdysones ; x_1 : taux minimum permettant la mue ; x_2 : taux maximum au pic compatible avec la mue normale ; Exuv. : exuviation ; synthèses de l'hypoderme : toutes les synthèses conduisant à la sécrétion de la nouvelle cuticule.

△1 Excrétion des produits de dégradation des hormones juvénile et de mue (ecdysone et ecdystérone).

△2 Orientation vers les programmes de développement post-larvaire.

△3 Exuviation larvaire anormale : mortalité.

△4 Larves permanentes du stade (P = Pm : cette donnée correspond aux observations de Foussal, communication personnelle ; compétence positive : une injection d'ecdystérone permet la reprise des processus de mue : Coulon non publié).

⊕ Réponse positive du comparateur.

⊖ Réponse négative du comparateur.

neurohormones (Wigglesworth, 1940 ; Cavallin et Bounhiol, 1961 ; Clarke et Langley, 1962 ; Roussel 1972).

Certains auteurs pensent que la transmission serait de type hormonal (Bell *et al.*, 1974). Ceci constitue le « *bloc début* » du programme.

3. — Nous avons inscrit dans le « *bloc traitement* » l'enchaînement des processus physiologiques de la mue, les interactions possibles au cours de leur déroulement. Nous mettons ainsi en évidence deux enchaînements parallèles qui ressortent des données bibliographiques. Les interactions entre eux seront discutées.

Les processus aboutissant à la croissance larvaire.

Legay (1955) a mis en évidence qu'une larve de *Bombyx mori* ne pouvait muer que si son poids avait atteint un minimum : le poids minimum de mue, correspondant au poids de la larve en fin d'alimentation obligatoire (des larves soumises au jeûne avant la fin de cette phase ne mueront pas). Un poids minimum peut être défini pour chaque stade. Chez *Galleria mellonella*, insecte dont le nombre de stades n'est pas constant l'avant dernière mue larvaire est caractérisée par un poids constant (Allegret, 1952) chez cette larve on retrouve la période d'alimentation indispensable (Allegret, 1956 ; Barbier, 1971). L'accroissement pondéral est la résultante du métabolisme de croissance de la larve ; ce métabolisme de croissance pourrait être sous le contrôle du système endocrinien de l'insecte, mais aucune preuve vraiment satisfaisante n'a été jusqu'à maintenant apportée. Les neurosécrétats (brain hormone : B.H.) pourraient avoir une action stimulante sur les synthèses protéiques (Thomsen, 1963), pour d'autres auteurs (Berry *et al.*, 1967 ; Krisnakumaran *et al.*, 1967 ; Arking *et al.*, 1969 ; Congote *et al.*, 1969 ; Sahota *et al.*, 1970) l'ecdysone jouerait un rôle important ; enfin, l'hormone juvénile (JH) serait pour certains auteurs, elle-même impliquée dans le métabolisme de croissance (Nijhout et Williams, 1974).

Nous retiendrons donc que l'accroissement pondéral joue un rôle dans le déterminisme de la mue normale. Legay pense que les processus endocrines propres à la mue ne débuteraient qu'en fin de phase d'alimentation obligatoire ; nous même avons remarqué lors de dosages de l'ecdysone (dosages RIA) de l'hémolymphe des trois premiers stades de *Bombyx mori* que la montée du taux d'ecdysone au début du pic hormonal précédant la mue, suit immédiatement la fin de la phase d'alimentation obligatoire (Coulon, 1977) ; cependant, chez ce même insecte au 5e stade ce fait ne semble pas observé (Calvez, communication personnelle).

D'autre part, Nijhout *et al.* ont montré qu'au 5e stade de *Manduca*, la libération de l'hormone prothoracotrope (ecdysiotropine) n'a lieu que si la larve atteint un poids minimum. Chez cet insecte, l'activité des corpora allata cesse lorsque la larve a acquis un certain poids. Enfin Nijhout (1975) met en évidence que la croissance de la larve de *Manduca* se poursuit jusqu'à une taille critique ; c'est ce qui est également montré chez *Galleria*. Il y a donc une interrelation entre les processus de croissance et le déterminisme endocrine de la mue et de la métamorphose (donc de la durée de vie larvaire).

Les processus endocrines de la mue.

L'enchaînement en cascade des processus endocrines conduisant à la mue est celui décrit par les auteurs depuis longtemps (Wigglesworth, 1940 ; Fukuda, 1944 ;

Doane, 1973), bien que leur schéma tende à se compliquer. Nous discuterons dans notre deuxième partie quelques points particuliers.

4. Le *bloc décision* comporte plusieurs comparateurs qui devraient permettre de tester : le poids, les taux hormonaux, mais aussi la compétence des tissus cibles vis-à-vis des hormones. Nous discuterons plus loin le problème posé lors des tests concernant les poids et les taux hormonaux.

Nous concevons clairement à partir de cet organigramme l'enchaînement des phénomènes conduisant aux cycles successifs de mue, phénomène essentiel du développement de l'insecte puisqu'il permet la poursuite de la croissance ; de plus le métabolisme de croissance conditionne lui-même les cycles de mue. Cet organigramme met également en évidence la possibilité d'orientation vers un nouveau programme de développement post-larvaire, dirigé vers les phénomènes de reproduction.

II. — L'organigramme du programme de développement post-larvaire

Nous donnons à dessein figure 2, un organigramme très simplifié de ces développements notre but n'étant que de montrer l'enchaînement des deux programmes successifs et les interrelations existant entre le programme larvaire et les programmes

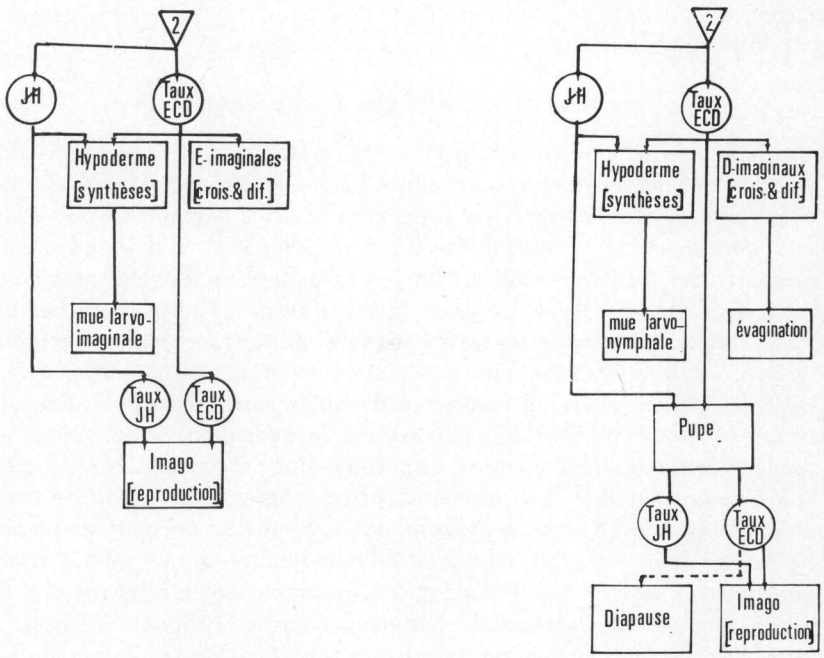


FIG. 2. — *Organigramme du programme de développement post-larvaire d'un insecte Hétérométabole ou d'un insecte Holométabole.* (Cet organigramme est à dessein très simplifié.)

2 Entrée : enchaînement avec le programme de développement larvaire.

JH : hormone juvénile absente ; E. imaginale : ébauche imaginale ; D. imaginaux : disques imaginaux.

postérieurs. La première remarque est qu'ici, il n'y a pas de « bloc début », sauf dans le cas d'un développement discontinu, c'est-à-dire lorsqu'il y a intervention d'une diapause. Les messages sont toujours de type hormonaux, mais l'enchaînement des processus paraît peu connu, nous n'avons pour l'instant que des données portant soit sur le développement des disques imaginaux, soit sur l'évolution des gonades et du système reproducteur ; les autres problèmes ne sont abordés que de manière très fragmentaire.

Discussion

La logique du programme permet de poser des questions parfois nouvelles, soit sur des phénomènes, soit sur les relations existant entre ceux-ci. C'est ainsi que nous pouvons soulever les points suivants :

Quelles sont la nature et la position de l'initiateur du développement ?

Quelles sont en cours de développement les régulations possibles (par feed-back par exemple) entre les différents niveaux du programme (introduction de comparateurs successifs) ?

Comment ce programme permet-il d'expliquer les effets différés de facteurs externes, et la convergence dans leurs effets de facteurs très divers ?

Quelles sont les interactions entre le programme de développement larvaire et les programmes suivants de la vie de l'insecte ?

Nous discuterons chacun de ces points successivement.

1. — *L'initiateur du programme de développement larvaire*

Chez *Bombyx mori*, nous avons observé une inversion de la radiosensibilité des larves lors de la première prise de nourriture (Coulon, 1975, 1976) : à l'éclosion les larves sont radiorésistantes, après les premières prises d'alimentation, la radiosensibilité devient maximum. Teulade (1970) a mis en évidence une telle inversion de la radiosensibilité lors de l'entrée en diapause des embryons de cette même espèce. La radiorésistance correspondrait à un système au repos. D'autre part, chez *Bombyx mori*, Jolly (1958) a montré que des larves néonates de race monovoltine soumises au jeûne résistent très longtemps, et que ce jeûne important ne modifie pas leur développement ultérieur. Nous avons nous même vérifié qu'un jeûne imposé à la naissance ne modifiait pas la radiorésistance. Par ailleurs des dosages d'ecdysone mettent en évidence que le taux maximum d'hormone au premier stade est enregistré à la naissance, qu'il chute rapidement lors des premières prises alimentaires, pour ne remonter qu'avant la mue (Coulon, 1977). La convergence de toutes ces données tend à prouver que chez *Bombyx mori* les premières prises d'alimentation ont un effet privilégié et jouent effectivement le rôle d'un initiateur de développement ; les reprises d'alimentation après chaque exuviation n'ont *aucune* des caractéristiques ci-dessus.

Aucune donnée bibliographique ne pose le problème de l'initiateur du *premier* cycle de mue chez un insecte. Il n'est pas évident que les premières prises d'alimentation aient ce rôle chez l'ensemble des insectes. Ainsi chez *Philosamia cynthia* nous remarquons que la radiosensibilité des chenilles néonates est maximum et ne diffère pas de celle observée à chacune des réalimentations après les exuviations successives, et que la résistance au jeûne des chenilles néonates de cette espèce est nulle même dans de bonnes conditions hygrométriques (Coulon non publié).

L'ensemble du développement de ces deux insectes Bombycoïdes : *Bombyx* et *Philosamia* diffère, le premier a une diapause embryonnaire, le second une diapause nymphale (pour les races testées et dans nos conditions d'élevage). Ces deux diapauses sont levées par un passage au froid suivi d'une incubation à des températures supérieures à 20 °C. Par ailleurs Jolly (1958) montre que la résistance au jeûne des larves néonates varie en fonction de la race, les chenilles de race bivoltine ont une résistance au jeûne extrêmement faible.

On peut concevoir que l'initiateur du développement chez *Philosamia* soit très précoce, et qu'il soit un facteur agissant sur la reprise de l'ovogenèse au cours de l'élimination de la diapause nymphale, ce facteur pouvant être la température ou la photopériode, facteur externe, ou bien un facteur interne. La première prise d'alimentation chez les races univoltines de *Bombyx* peut déclencher un brusque changement métabolique, et ce serait celui-ci le véritable initiateur du développement. L'ensemble de ces hypothèses est en cours d'étude.

2. — *Les problèmes posés par le déroulement du programme*

L'un des problèmes essentiels qui se pose à ce niveau est la régulation des taux endocrines. En effet la succession des problèmes qualitatifs (jusqu'aux tissus cibles) est bien connue ; du point de vue quantitatif une estimation des taux nécessaires commence à se préciser.

En particulier en ce qui concerne les taux d'ecdysone, les premiers dosages effectués à l'aide de tests biologiques (test Calliphora) (Karlson et Shaaya, 1964 ; Hoffmann, 1973) démontrent la présence d'un pic d'ecdysone juste avant la mue. Depuis des dosages radioimmunologiques ont permis de déterminer le taux d'hormone tout au long d'un stade larvaire (Borst *et al.*, 1972 ; De Reggi *et al.*, 1975 sur *Drosophila* ; Bollenbacher *et al.*, 1975 sur *Manduca* ; Calvez, 1976 sur *Pieris* ; Calvez *et al.*, 1976 sur *Bombyx* et *Philosamia* (4e et 5e stades), ou tout au long du développement embryonnaire et larvaire (Hirn et Coulon, 1977) ; (Coulon, 1977 sur *Bombyx*) ; enfin par des techniques de dosage associant chromatographie en phase gazeuse et spectrographie de masse, les taux respectifs d'α-ecdysone et de β-ecdysone ont pu être déterminés (Bouthier *et al.*, 1975 sur *Locusta* ; Delbecque *et al.*, 1975 sur *Tenebrio* ; Lafont *et al.*, 1975 sur *Pieris*). Dans les conditions normales du déroulement des processus de mue, quel que soit l'insecte considéré, le taux hormonal endogène reste constant et minimum depuis l'exuviation jusqu'aux heures précédant l'apolyse, on observe alors une brutale montée du taux hormonal suivie d'une brusque chute peu avant l'exuviation : c'est le pic hormonal. D'autres travaux tendent à mettre en évidence la régulation endogène des taux d'hormones stéroïdes (Moriyama *et al.*, 1970 ; Hoffmann *et al.*, 1973 ; Lagueux *et al.*, 1976 ; Hoffmann et Koolman, 1974 ; Young et Young, 1976) ; à partir de l'ensemble de ces résultats, il apparaît que l'activité enzymatique de dégradation des hormones existant durant la majorité du stade tend à devenir nulle au moment du pic d'hormones endogène.

Le taux d'hormones juvéniles a été déterminé soit par des dosages biologiques (De Wilde *et al.*, 1958 ; Joly *et al.*, 1975), soit plus récemment par un dosage procédant d'une technique associant chromatographie en phase gazeuse et spectrométrie de masse (Peter *et al.*, 1976). Il est remarquable que la dégradation de ces deux types d'hormones (ecdysone et hormone juvéniles) aboutisse à des conjugués sulfurés qui

sont excrétés par les tubes de Malpighi (Moriyama *et al.* ; Hoffmann *et al.* ; Lagueux *et al.* ; Gilbert, 1974).

En ce qui concerne l'ecdysone, il apparaît logique de penser que le métabolisme de cette hormone est étroitement lié au métabolisme de croissance. En effet, nous pouvons remarquer lors d'expériences d'injection d'^{3}H ecdysone que le devenir de celle-ci est variable suivant le moment de l'injection : si celle-ci a lieu lorsque le taux endogène est faible (début du stade), l'α-ecdysone est métabolisée lentement et le métabolisme est plutôt orienté vers les produits de dégradation, au contraire au moment du pic hormonal endogène, on observe une activité enzymatique très intense, et un métabolisme très rapide orienté vers la production de β-ecdysone. Il semble donc qu'il existe un mécanisme de régulation du métabolisme hormonal, précisément au moment du pic hormonal. Par ailleurs nous constatons que chez les Lépidoptères (*Bombyx*, *Pieris*, *Philosamia*), le pic hormonal et la fin de la phase d'alimentation coïncident (pour les quatre premiers stades de *Bombyx* (Calvez *et al.* ; Coulon) au quatrième stade de *Pieris et Philosamia* (Calvez ; Calvez *et al.*) ; chez *Bombyx*, aux trois premiers stades le taux d'ecdysone commence à augmenter en fin de phase d'alimentation obligatoire, c'est-à-dire quand le poids minimum nécessaire à la mue est acquis (celui-ci n'étant que le reflet du métabolisme de croissance de la larve). Chez les vertébrés, on connaît l'existence d'une régulation des taux hormonaux en fonction du métabolisme (ex. : l'insuline), peut-on penser à une telle régulation chez les insectes ?

Il se pose par ailleurs la question de la régulation des taux hormonaux entre eux et par « feed-back », régulation qui est démontrée au moins en partie chez les vertébrés.

La régulation du taux de « brain hormone ».

Morohoshi (1975) tend à démontrer que l'activité sécrétrice du cerveau de *Bombyx mori* serait régulée à un niveau génétique, et que cette régulation serait sensible à l'environnement ; température, photopériode (1974). Il est par ailleurs démontré que l'activité sécrétrice de la pars-intercerebralis chez de nombreux insectes est sous l'influence du ganglion frontal (Clarke *et al.* ; Cavallin *et al.* ; Roussel ; Bell *et al.*). Chez *Manduca*, Nijhout et Williams ont montré qu'un taux donné d'hormone juvénile peut inhiber la sécrétion de l'hormone prothoracotrope. Enfin Charlet et Schaller (1975) semblent admettre une régulation de l'activité de la pars-intercerebralis par le taux de β-ecdysone circulante. Girardie (1975) admettrait quant à lui une régulation d'une partie au moins de la sécrétion des « BH » par le taux de « BH » circulante.

La régulation du taux d'ecdysone.

Nos propres expériences tendraient à montrer que le taux d'ecdysone n'est pas indifférent dans les processus de mue, exuviation y compris, un taux trop élevé d'hormone au moment du pic endogène (observé après irradiation X par exemple (Coulon *et al.*, 1977), entraînerait des anomalies de l'exuviation. Chez *Locusta*, Hoffmann et Weins (1974) ont mis en évidence une hyperactivité de la glande prothoracique induite par une irradiation X des organes hémathopoïétiques ; rappelons que ceux-ci permettraient la libération d'un facteur protéique indispensable à la mue (Hoffmann, 1971) (protéine liée). On pourrait supposer que le taux d'hormone circulante régulerait le taux d'hormone sécrétée par la glande prothoracique. Pour Young, l'α-ecdy-

sone ne serait pas un facteur limitant du taux de β-ecdysone, mais l'auteur pense que le taux de dérivés (conjugués) serait un facteur limitant la synthèse.

Enfin Feyereisen *et al.* (1976) mettraient en évidence une régulation du taux d'ecdysone par l'activité des corpora allata chez *Locusta*.

La régulation du taux d'hormone juvénile.

Morohoshi (1972), chez *Bombyx mori*, estime que l'activité sécrétoire des corpora allata est sous l'influence du cerveau. Joly semble favorable à l'hypothèse d'un effet du taux d'ecdysone sur le taux d'hormone juvénile, un pic d'hormone juvénile étant présent avant le pic d'ecdysone au 4e stade de *Locusta*, un second pic très faible suivrait de peu le pic d'ecdysone. De plus une injection d'ecdysone dans les premiers jours du 5e stade, entraînerait une remontée du taux de JH chez cet insecte alors qu'il devrait être nul. Siew et Gilbert (1971) émettent également l'hypothèse d'une régulation entre les deux taux : JH et ecdysone.

D'autre part les expériences de Whittemore *et al.* tendent à montrer que l'hormone juvénile induit la production d'une carboxyesterase capable de dégrader cette JH elle-même, ce phénomène étant très important au moment de la métamorphose où l'on observe une chute du taux de JH, on aurait une auto-régulation de la JH (cité par Gilbert).

L'ensemble de ces remarques met en évidence la nécessité d'introduire dans le programme un certain nombre de comparateurs dont la nature ne sera déterminée qu'en fonction des progrès effectués dans la découverte des auto-régulations des taux hormonaux, comparateurs qui n'interviendrait pas à la sortie du « bloc traitement » mais au cours du déroulement de cette partie du programme.

3. — *Les problèmes posés par les comparateurs* (« *bloc décision* »)

Nous avons introduit dans cette partie du programme des comparateurs dont nous devons discuter :

— l'objet de comparaison,

— la nature possible du comparateur.

— *L'objet de comparaison.*

Nous avons cherché les « facteurs limitants » entraînant un blocage des processus de la mue et donc de la suite du développement de la larve.

Le premier comparateur doit tester l'état métabolique de la larve (le poids pouvant en être le premier reflet, comme pourrait l'être la respiration ou la thermogenèse). L'importance du poids minimum nécessaire à la mue est contreversé ; chez *Calliphora* par exemple Senhal et Granger (1975) observent, après injection d'ecdysone à des larves du 3e stade au jeûne, des mues surnuméraires, ceci n'est possible que si la dose d'hormone ainsi injectée est très importante, une dose faible n'a pas d'effet. Fourche (1969) chez *Drosophila* remarque que des larves ayant ingéré de l'ecdysone au 2e stade avant d'être mise au jeûne sont capables non seulement d'effectuer leur deuxième mue, mais encore de puper sans être réalimentées (il faut une certaine durée d'alimentation au 2e stade, et donc une forte dose d'hormone ingérée). Si l'on admet une régulation métabolique du taux d'hormone (de l'ecdysone en particulier), on peut expliquer que l'effet ne soit obtenu qu'après un apport très supérieur aux doses physiologiques.

Ces observations nous amène à la réflexion suivante : le déterminisme des processus de la mue doit être différent des mécanismes de celle-ci (régulation endocrine du déroulement proprement dit de la mue). Ce qui semble confirmé par l'étude du deuxième comparateur.

Le deuxième comparateur teste le taux d'hormone de mue : (ecdysone) ce taux doit être suffisant, mais nous l'avons vu un taux trop fort ou tout au moins un déséquilibre entre la quantité d'α-ecdysone et de β-ecdysone entraîne des anomalies de la mue, d'où une double comparaison.

Le troisième comparateur nous permet de tester l'état de réceptivité aux hormones des tissus concernés par le déroulement de ce programme, problème qui semble pour l'instant encore non résolu. En effet s'il est possible de tester un état métabolique ou un taux hormonal, la compétence d'un tissu est difficile à apprécier, aucune donnée précise n'est apportée jusqu'à ce jour quant à l'acquisition de cette compétence par un tissu cible tel que l'épiderme. Chez les vertébrés il semblerait que les hormones stéroïdes agiraient au niveau cellulaire après modification de la perméabilité cellulaire, la cAMP ayant un rôle possible. Chez les insectes Vedeckis et Gilbert (1973) notent une forte activité de synthèse de cAMP dans la glande prothoracique, qui correspondrait à une activation de la glande. Par ailleurs Applebaum et Gilbert (1972) observent un effet de la β-ecdysone sur la synthèse de cAMP et de cGMP précédant une augmentation des synthèses d'ARN dans le tissu cible (épiderme de pupe de *Hyalophora*). Enfin certains auteurs pensent que chez les insectes, une hormone d'origine cérébrale modifierait la perméabilité cellulaire permettant l'accès de l'hormone à la cible. Un autre problème lié à celui de la compétence des tissus cibles est celui des « effets couverts d'Othaki » (Ohmori et Othaki, 1973) : les tissus ne seraient effectivement sensibles qu'à partir d'un certain seuil, il y aurait un effet cumulatif de l'hormone et celui-ci ne serait révélé qu'à partir de ce seuil. Il est alors possible d'expliquer que les disques imaginaux évoluent indépendamment, l'hormone endogène influerait peu mais suffisamment pour permettre la croissance de ces disques durant les premiers stades larvaires, avant la métamorphose on assisterait à une explosion que l'on peut relier non seulement à un taux hormonal endogène (ecdysone) beaucoup plus important qu'aux stades précédents, mais également au fait que le pic d'ecdysone est beaucoup plus étendu dans le temps (Calvez *et al.*, 1976) : l'hormone ayant une action prolongée permettrait la croissance et la différenciation. Il faut bien sûr noter qu'au début du dernier stade on observe une chute du taux d'hormone juvénile, cette hormone ayant un effet persistant sur le tissu cible au-delà de cette chute. Un tissu cible ne peut répondre à l'action d'une hormone que si un certain nombre d'événements biologiques ont eu lieu (Nijhout).

Un quatrième comparateur permettra de tester le taux d'hormone juvénile qui détermine le type de mue et donc le nombre de mues du développement larvaire de l'insecte.

— *La nature possible de ces comparateurs.*

L'enchaînement des processus n'est pas fortuit et découle d'une logique, les comparateurs doivent assurer cette fonction logique. Dans l'état actuel de nos connaissances et des recherches, il ne paraît pas possible de déterminer par quoi est assurée cette fonction logique. On peut penser à des variations d'ordre physicochimique (différence de concentration ionique, variation de la perméabilité des membranes...). Les résultats obtenus doivent également être mis en mémoire, quelles sont ces mémoires ?

III. — Action de facteurs extérieurs sur le déroulement du programme de développement

Nous avons particulièrement étudié l'action des radiations ionisantes sur le déroulement du programme de développement de *Bombyx mori* (Coulon, 1975).

Nous avons mis en évidence une inversion de la radiosensibilité, qui nous a conduit à définir l'initiateur du développement.

Nous avons mis également en évidence un cycle de radiosensibilité des larves se traduisant soit par l'apparition de larves permanentes d'un stade, soit par l'obtention de larves à exuviation anormale. Enfin les effets ainsi enregistrés étaient plus ou moins différés dans le temps (mortalité différée de deux ou trois stades, apparition de chrysalides anormales après irradiation de larves (Coulon, 1974), mues surnuméraires.

Nous avons également testé les effets des radiations sur la régulation endocrine du cycle de mue (Coulon, 1977, Coulon *et al.*, 1977).

L'ensemble de ces observations s'explique bien à partir de l'étude du programme de développement décrit. En effet, la lésion provoquée par les radiations ionisantes peut apparaître immédiatement si lors d'un passage dans un comparateur une erreur importante est décelée, le système est alors bloqué. Au contraire si la lésion est minime, ou intervient au-delà de certaines opérations, l'erreur ne sera pas décelée au niveau d'un ou de plusieurs comparateurs, par contre elle entrera en mémoire, et ce n'est qu'à l'itération suivante (c'est-à-dire au cycle suivant) que les erreurs se cumulant, elles seront décelées par un comparateur. Quel que soit le niveau où interviendra l'erreur, l'effet final constaté sera le même dans la majorité des cas : ce sera un blocage du système, donc du déroulement de la mue.

On imagine fort bien qu'un autre facteur externe agissant sur le programme de développement comme le jeûne (action sur le métabolisme de croissance) ou une opération de type chirurgical (ablation, implantation d'organes endocrines) ou un choc thermique (action sur le métabolisme) etc... agira de la même manière — mais à un niveau variable — sur le programme de développement et que les erreurs décelées par les comparateurs aboutiront à des effets observés de même type.

Cependant un facteur externe peut modifier le déroulement du programme de développement sans que celui-ci soit compromis. Tout un ensemble d'expériences de Morohoshi et coll. tend à démontrer chez *Bombyx mori* que le voltinisme et le moltinisme (nombre de mues) ont une détermination génétique mais aussi physiologique. En fonction de l'activité des corpora-allata, la durée des stades larvaires peut être variable ; à des stades allongés correspondra un développement à trois mues, à des stades de durée diminuée correspondra un développement à cinq mues. La sécrétion des corpora-allata est contrôlée par le cerveau, dont l'activité peut être elle-même affectée par l'environnement : température et photopériode en particulier. Il existe donc des possibilités de modulation. On sait également que la diapause peut être contrôlée au moins en partie chez certains insectes par la photopériode et la température il se produirait dans ce cas un blocage « physiologique » du programme.

IV. — Les interactions entre les programmes larvaires et post-larvaires

Il apparaît que les conditions subies lors du développement larvaire influent sur le développement postérieur. En particulier la croissance, la différenciation des dis-

ques imaginaux sont sensibles aux taux hormonaux larvaires endogènes ; si par l'action de facteurs externes on modifie le déroulement du programme larvaire, en particulier si l'on perturbe la régulation endocrine (soit par les radiations ionisantes, soit par le jeûne) on observe des pupes ou des imagos anormaux, des pupes ou des imagos présentant des caractères larvaires (Coulon, 1974 ; Jobin *et al.*, 1971).

Il peut exister des interactions entre programmes de développement à beaucoup plus longue échéance, par exemple chez *Bombyx mori* ce sont les conditions de déroulement des programmes embryonnaire et larvaire (température et photopériode) des femelles qui déterminent par l'intermédiaire d'une régulation endocrine, le voltinisme des œufs pondus par ces femelles (Fukuda, Morohoshi). Riddiford *et al.* ont pu modifier l'évolution des développements larvaire et imaginal de punaise et de lépidoptères en traitant des œufs par l'hormone juvénile.

Nous remarquons également que le développement nymphal des insectes ayant une diapause à ce stade est déterminé lors du développement larvaire.

Nous voyons donc qu'il y a des interactions très importantes entre les programmes de développement larvaires, préimaginaux, et même embryonnaires, et que nous commençons à pouvoir les décrire, et à en étudier la nature.

Conclusion

L'organigramme du programme de développement est original puisqu'il permet, à partir d'une synthèse de mettre en évidence concrètement les interactions entre de nombreux résultats expérimentaux. De plus, l'importance de l'enchaînement logique du programme met en relief le caractère primordial des comparateurs, c'est-à-dire soulève les problèmes de régulation des taux hormonaux entre eux et des déséquilibres hormonaux, problèmes très étudiés chez les vertébrés, mais qui commencent à être abordés chez les insectes.

Tout programme en informatique implique la mise en mémoire des données et des résultats, il est bien évident qu'il existe des mémoires dans le programme de développement larvaire dont la nature n'est pas déterminée ; le déterminisme du phénomène observé, ici la mue, peut être en fait dû à la convergence d'une série de processus à un instant défini, mais aussi à des données mises en mémoire.

Enfin nous avons soulevé le problème de l'initiateur de développement, ici du programme larvaire, nous pouvons faire appel à cette notion d'initiateur lors de la reprise du développement des insectes à diapause. Beaucoup de races de *Bombyx mori* ont une diapause embryonnaire, et on constate que si l'incubation des œufs a lieu après un temps d'hivernation court, le développement embryonnaire reprend mais le pourcentage d'éclosion est faible et celles-ci s'échelonnent sur plusieurs mois, si au contraire cette incubation suit une hivernation optimum, le développement embryonnaire est synchrone pour l'ensemble des pontes et le pourcentage d'éclosion est proche de 100 p. 100. Ces œufs en hivernation présentent une radiosensibilité variable fonction du degré d'élimination de la diapause, c'est-à-dire du temps d'hivernation. Enfin, nous avons remarqué que le taux d'ecdystéroïdes de l'œuf varie en fonction du degré d'élimination de la diapause comme d'autres facteurs métaboliques, avant même qu'un facteur externe (température) n'intervienne (Hirn et Coulon, 1977). Nous sommes donc amené à penser qu'il existe un facteur interne qui déclenche cette suite

d'événements, et que nous pouvons l'assimiler à un initiateur de développement. De même pour les nymphes diapausantes il est probable que l'on a un phénomène initiateur de la reprise du développement avant même d'en avoir les manifestations extérieures. On peut penser à l'action de facteurs agissants à un niveau très fin et de manière cumulative, intervenant sur les mémoires que sont les gènes, c'est-à-dire au niveau même où se situe le déterminisme de cette diapause (pour les œufs de *Bombyx mori* par exemple).

Reçu pour publication en septembre 1977.

Summary

Towards the definition of a program of larval development

By analogy with the notion of program in data processing, we described in insects the flow diagram of the larval development program. A set of bibliographic data are synthetized so as to define the determinism of larval growth (moult determinism). The logic of this program makes possible the interpretation of phenomena observed after various treatments (in particular ionizing radiations).

Références bibliographiques

ALLEGRET P., 1952. Conditionnement précoce de la métamorphose chez *Galleria mellonella* L. *C. R. Acad. Sc.*, **234,** 1641-1643.

ALLEGRET P., 1956. Etude des glandes sérigènes des larves de Lépidoptères. Leur rôle dans la physiologie du développement. Thèse. Ann. INA Paris N° 1, 345 p.

APPLEBAUM S. W., GILBERT L. I., 1972. Stimulation of adenyl cyclase in pupal wing epidermis by ecdysone. *Dev. Biol.*, **27,** 165-175.

ARKING R., SHAAYA E., 1969. Effect of ecdysone on protein synthesis on larval fat body of *Calliphora*. *J. Insect. Physiol.*, **15,** 287-296.

BARBIER R., 1971. Recherche sur la morphogenèse tégumentaire d'un insecte holométabole : *Galleria mellonella* L. (Lepidoptère *Pyralidae*). Thèse Rennes N° 122.

BELL R. A., BORG T. K., ITTYCHERIA P. I., 1974. Neurosecretory cells in the frontal ganglion of the tobacco hornworm *Manduca sexta*. *J. Insect. Physiol.*, **20,** 664-678.

BERRY S. S., KRISHNAKUMARAN H., OBERLANDER H., SCHNEIDERMAN H. A., 1967. Nucleic acid synthesis during insect development. III. control of RNA synthesis in Saturniid moths. *J. Insect. Physiol.*, **13,** 1511-1537.

BOLLENBACHER W. E., VEDECKIS W. V., GILBERT L. I., 1975. Ecdysone titers and prothoracic gland activity during the larval-pupal development of *Manduca sexta*. *Dev. Biol.*, **44,** 46-53.

BORST D. W., O'CONNOR J. D., 1972. Arthropod molting hormone : radioimmune assay. *Science*, **178,** 418-419.

BOUTHIER A., PENNETIER J. L., MAUCHAMP B., LAFONT R., 1975. Variations du taux d'ecdysone circulante chez *Locusta migratoria cinerascens* Fabr. (Othoptère, Acrididae) au cours du dernier stade larvaire. *C. R. Acad. Sc.*, **280,** 1837-1840.

CALVEZ B., 1976. Taux d'ecdysone circulante aux derniers âges larvaires et induction de la diapause chez *Pieris brassicae*. *C. R. Acad. Sc.*, **282,** 1367-1370.

CALVEZ B., HIRN M., De REGGI M., 1976. Ecdysone changes in the haemolymph of two silkworms (*Bombyx mori* and *Philosamia cynthia*) during larval and pupal development. *Febs Letters*, **71,** 57-61.

CAVALLIN J., BOUNHIOL J. J., 1961. Nouvelles expériences d'ablation du ganglion frontal chez le Ver à soie. *C. R. Acad. Sc.*, **253,** 3092-3093.

CLARKE K. U., LANGLEY P., 1962. Factors concerned in initiation of growth and moulting in *Locusta migratoria* L. *Nature*, **194,** 160-162.

CONGOTE L. F., SEKERIS C. E., KARLSON P., 1969. On the mecanism of hormone action XII effects of ecdysone, juvenile hormone and ions on RNA synthesis in fat body cell nucleifrom *Calliphora erythrocephala* by a filtration technique. *Exp. Cell Res*, **56,** 338-346.

COULON M., 1974. Variations du spectre des effets tératogènes observés chez la chrysalide de *Bombyx mori* après irradiation X des chenilles. *Arch. Anat. Microsc. Morph. Exp.*, **63,** 337-348.

COULON M., 1975. Etude des modifications du développement de *Bombyx mori* sous l'influence d'une irradiation X, à des moments variables de celui-ci. Thèse Lyon N° 75-4.

COULON M., 1976. Effets de l'irradiation X sur les chenilles de *Bombyx mori* dans diverses conditions d'alimentation et de jeûne. *Entomol. exper. appl.*, **20,** 67-76.

COULON M., FEYEREISEN R., 1977. Effets de l'irradiation de larves de *Bombyx mori* sur l'évolution du titre des ecdystéroïdes de l'hémolymphe et le métabolisme de l'ecdysone. *C. R. Acad. Sc.*, **284,** 1689-1692.

COULON M., 1977. Relations between the feeding and radiosensitivity cycles and ecdysone cycle in *Bombyx mori*, at the end of embryonic development and during the first four larval instars. *Dev. Growth Dif.*, **19,** 181-185.

DELBECQUE J. P., PROST M., MAUME B. F., DELACHAMBRE J., LAFONT R., MAUCHAMP B., 1975. Dosages de l'ecdysone par fragmentographie de masse au cours du dernier stade larvaire de *Tenebrio molitor* L. (Insecte Coléoptère). *C. R. Acad. Sc.*, **281,** 309-311.

De REGGI M. L., CAILLA H. L., 1974. Physiological cyclic AMP in *Drosophila*. *Febs Letters*, **46,** 293.

De REGGI M. L., HIRN M. H., DELAAGE M. A., 1975. Radioimunnoassay of ecdysone an application to *Drosophila* larvae and pupae. *Biochem. Biophys. Res. Com.*, **66,** 1307-1315.

DOANE W. W., 1973. Role of hormones in insect development. In : Developmental systems : Insects. Vol. 2. Counce S. J., Waddington C. H. Editors. Acad. Press.

FEYEREISEN R., JOLY L., HOFFMANN J. A., 1976. Régulation de la conversion de l'ecdysone en ecdystérone chez *Locusta migratoria* L. : rôle des corpora allata. *C. R. Acad. Sc.*, **282,** 901-904.

FOURCHE J., 1969. Le déterminisme de la formation du puparium chez *Drosophila melanogaster*. Etude de la compétence à la fourniture d'ecdysone chez les larves soumises au jeûne. *Arch. Anatom. Microsc. Morph. Exp.*, **58,** 239-248.

FUKUDA S., 1944. The hormonal mecanism of larval moulting and metamorphosis in the silkworm. *J. Fac. Sc. Imp. Univ., Tokio*, **6,** 478-532.

FUKUDA S., 1963. Determinisme hormonal de la diapause chez le Ver à soie. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **88,** 151-179.

GILBERT L. I., 1974. Endocrine action during insect growth. In : « Recent progress in hormone research. » Vol. 30. Academic Press inc.

GIRARDIE A., GIRARDIE J., MOULIN M., 1975. Activation du développement génital de *Locusta migratoria* par electrostimulation des cellules neurosécrétrices de la pars intercerebralis. Colloque de Physiologie des Insectes. Strasbourg 1975.

HIRN M., COULON M., 1977. Taux d'ecdystéroïdes durant la phase de développement embryonnaire de *Bombyx mori*. *C. R. Acad. Sc.*, **284,** 2147-2150.

HOFFMANN J. A., KOOLMAN J., KARLSON P., JOLY P., 1973. Molting hormone titer and metabolic fate of injected ecdysone during the fifth larval instar and adults of *Locusta migratoria* (Orthoptera). *Gen. Comp. Endocr.*, **22,** 90-97.

HOFFMANN J. A., 1971. Obtention de larves permanentes par irradiation sélective du tissu hématopoïétique de jeunes larves de stade V de *Locusta migratoria*. *C. R. Acad. Sc.*, **273,** 2568-2571.

HOFFMANN J. A., KOOLMAN J., 1974. Prothoracic glands regulation of ecdysone titers and metabolic fate of injected labelled ecdysone in *Locusta migratoria* (Orth. Acrididae). *J. Insect Physiol.*, **20,** 1593-1601.

HOFFMANN J. A., WEINS M. J., 1974. Activité protéosynthétique des glandes prothoraciques et titre d'ecdysone chez les larves permanentes de *Locusta migratoria* obtenues par irradiation sélective du tissu hématopoïétique. *Experientia*, **30,** 821-822.

JOBIN L. J. HUOT L., PERRON J. M., 1971. Effets des rayons du ^{60}Co sur *Acheta domesticus*. *Ann. Soc. Entom. Québec*, **16,** 4-41 ; 57-77.

JOLY L., JOLY P., 1975. Interaction entre l'hormone juvénile et l'ecdysone chez *Locusta migratoria* L. 3e Coll. Physiol. des Insectes Strasbourg.

JOLLY M. S., 1958. La résistance au jeûne à la naissance des chenilles de *Bombyx mori* (publication de la Commission Séricicole Internationale, Montpellier).

KARLSON P., SHAAYA E., 1964. Der ecdysontiter während der Insektenentwicklung I. Eine Methode zur Bestimmung des Ecdysongehalts. *J. Insect Physiol.*, **10,** 797-804.

KRISHNAKUMARAN A., BERRY S. J., OBERLANDER H., 1967. Nucleic acid synthesis during insect development II Control of DNA synthesis in Saturniid moths. *J. Insect. Physiol.*, **13,** 1-57.

LAGUEUX M. PERRON J. M., HOFFMANN J. A., 1976. Ecdysone metabolism and endogenous moulting titre during larval-pupal development in *Choristoneura fumiferana*. *J. Insect Physiol.*, **22,** 57-62.

LEGAY J. M., 1955. La prise de nourriture chez le Ver à soie. *Ann. Epiphyties*, n° hors série.

MORIYAMA H., KING D. S., NAKANISHI K., OKAUCHI T., SIDDALL J. B., HAFFERL W., 1970. On the origin and metabolic fate of ecdysone in insects. *Gen. Comp. Endocr.*, **15,** 80-87.

MOROHOSHI S., ISHIDA S., SHIMADA J., 1972. The control of growth and development in *Bombyx mori*. XVII. Bioassay for synthetic juvenil hormones and function of the brain and corpora allata during the fifth instar. *Proc. Japan Acad.*, **48,** 730-733.

MOROHOSHI S., ISHIDA S., FUGO H., 1972. The control of growth and development in *Bombyx mori*. XVIII. Production of non-diapause eggs by injection of juvenile hormone. *Proc. Japan Acad.*, **48,** 736-739.

MOROHOSHI S., SHIMADA J., WATANABE T., 1974. The control of growth and development in *Bombyx mori*. XXIII. Effects of light or darkness on activity of the Brain-corpora allata system in the fifth instar larvae. *Proc. Japan Acad.*, **50,** 167-172.

MOROHOSHI S., ISHIDA S., 1975. The control of growth and development in *Bombyx mori*. XXV. Induction of supernumary larval ecdysis and non-diapause eggs by injection of juvenile hormone. *Proc. Japan Acad.*, **51,** 62-67.

MOROHOSHI S., 1975. The control of growth and development in *Bombyx mori*. XXVI. Growth and development controlled by the brain-corpora allata system. *Proc. Japan Acad.*, **51,** 130-135.

NIJHOUT H., WILLIAMS C. M., 1974. Control of moulting and metamorphosis in the tobacco hornworm *Manduca sexta* : growth of the last instar larva and the decision to pupate. *J. Exp. Biol.*, **61,** 481-492.

NIJHOUT H., WILLIAMS C. M., 1974. Control of moulting and metamorphosis in the tobacco hornworm *Manduca sexta* : cessation of juvenile hormone secretion as a trigger for pupation. *J. Exp. Biol.*, **61,** 493-503.

NIJHOUT H. F., 1975. Dynamics of juvenile hormone action in larvae of the tobacco hornworm *Manduca sexta*. *Biol. Bull.*, **149,** 568-579.

OHMORI K., OHTAKI T., 1973. Effects of ecdysone analogues on development and metabolic activity of wing disks of the fleshfly, *Sarcophaga peregrina*, *in vitro*. *J. Insect Physiol.*, **19,** 1199-1210.

PETER M. G., DAHM K. H., ROLLER H., 1976. The juvenile hormone in blood of larvae and adults of *Manduca sexta* (Joh.) V. *Naturforsch.*, **31,** 129-131.

RIDDIFORD L. M., 1970. Effects of juvenile hormone in programming postembryonic development in eggs of the silkworm, *Hyalophora cecropia*. *Dev. Biol.*, **22,** 249-263.

ROUSSEL J. P., 1972. Physiologie du ganglion frontal des Insectes. *Ann. Biol.*, XI, 235-255.

SAHOTA T. S., MANSINGH A., 1970. Cellular response to ecdysone : RNA and protein synthesis in larval tissues of oak silkworm *Antheraea pernyi*. *J. Insect Physiol.*, **16,** 1649-1654.

SEHNAL F., GRANGER N. A., 1975. Control of corpora allata function in larvae of *Galleria mellonella*. *Bull. Biol.*, **148,** 106-116.

SIEW Y. C., GILBERT L. I., 1971. Effects of moulting hormone and juvenile hormone on insect endocrine gland activity. *J. Insect Physiol.*, **17,** 2095-2104.

TEULADE P., 1970. Etude de la radiosensibilité de l'embryon de *Bombyx mori* L. dans ses relations avec la diapause. *Ann. Zool. Ecol. Animale*, **2,** 201-235.

THOMSEN E., MOLLER I., 1963. Influence of neurosecretory cells and of corpora allata on intestinal protease activity in the adult *Calliphora erythrocephala*. *J. Exp. Biol.*, **40,** 301-321.

VEDECKIS W. V., GILBERT L. I., 1973. Production of cyclic AMP (adenosine 3′,5′-cyclic monophosphate) and adenosine by the brain and prothoracic glands of *Manduca sexta* (Lep. Sphingidae). *J. Insect Physiol.*, **19,** 2445-2457.

WIGGLESWORTH V. B., 1940. Hormones controlling moulting and metamorphosis in *Rhodnius*. *J. Exp. Biol.*, **17,** 201-222.

WIGGLESWORTH V. B., 1970. Insect Hormones. Oliver and Boyd, Edinburgh.

YOUNG N. L., YOUNG P. R., 1976. Biochemical control of moulting hormone titer in *Calliphora erythrocephala* during puparium formation. *Insect Biochem.*, **6,** 169-177.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (4), 665-691.

Etude des relations hôte-prédateur : la consommation et l'utilisation d'un puceron, *Myzus persicae* Sulz. par les différents stades larvaires de la Coccinelle *Semiadalia undecimnotata* Schn. (Col. *Coccinellidae*)

A. FERRAN et M. M. LARROQUE (1)

Station de Zoologie et de Lutte biologique, I.N.R.A.
Centre de Recherches d'Antibes
06602 *Antibes*

Résumé

Les besoins alimentaires des différents stades larvaires de la Coccinelle *Semiadalia undecimnotata* Schn. ont été mis en évidence en offrant aux larves, un nombre et un poids connus de femelles aptères du puceron *Myzus persicae* Sulz. et en comptant, chaque demi-journée, le nombre (et le poids) d'hôtes ingérés. Cette méthode nous a permis d'établir les caractéristiques pondérales (poids moyen à la mue poids moyen maximal, perte de poids avant la mue, etc...) des quatre stades larvaires, des stades immobiles (perte moyenne de poids des larves âgées fixées, des nymphes) et des jeunes adultes. Les variations en fonction du temps, de la consommation bi-quotidienne ont été suivies pour chaque stade. Un bilan alimentaire a pu être dressé pour chacun d'eux, puis, pour l'ensemble du développement larvaire. L'évolution de la consommation en fonction du poids se traduit, pour chaque stade, par des relations linéaires. Bien que le rendement alimentaire varie en fonction du stade et du temps, cette observation nous a amenés à émettre l'hypothèse selon laquelle il serait possible d'estimer la consommation d'une larve en mesurant son poids.

Introduction

La mesure de l'efficacité des prédateurs aphidiphages, en particulier des coccinelles, en tant qu'agents de lutte biologique, implique la mise au point d'une méthode d'estimation des populations aphidiennes, l'élaboration d'une technique de dénombrement des auxiliaires, la connaissance de leur comportement de chasse et de leur voracité (Van Emden, 1966 ; Kuchlein, 1966 ; Galecka, 1966 ; Behrendt, 1966 ; Bombosch et Tokmakoglu, 1966).

Chez les parasites entomophages, l'effet sur une population-hôte peut être mesuré directement par dissection, c'est-à-dire par la détermination du taux de parasitisme. Chez les prédateurs, cette estimation directe par comptage des dépouilles des proies, est pratiquement impossible. En effet, ces auxiliaires consomment les pucerons d'une manière plus ou moins totale. Les débris abandonnés peuvent être confondus avec des exuvies et ils sont si légers qu'ils doivent être rapidement entraînés

(1) Nous remercions MM. Hubert Masses et Alain Bernard (stagiaires à l'I.N.R.A.) pour leur participation à ces travaux.

par les agents atmosphériques. L'efficacité prédatrice ne peut donc être estimée qu'indirectement par l'étude précise de l'évolution des populations aphidiennes. Toutefois, une solution pourrait être apportée par la mise en évidence de relations quantitatives entre la croissance pondérale du prédateur et du nombre de proies consommées. C'est ce que nous avons essayé d'établir, du moins au niveau du laboratoire, en étudiant les relations trophiques qui existent entre les larves de la coccinelle *Semiadalia* 11 *notata* Schn. et un de ses hôtes préférés, le puceron *Myzus persicae* Sulz.

2. — Matériel et méthode d'étude

2.1. — *Principe*

La consommation a été étudiée tout au long du développement post embryonnaire du prédateur, chacun des stades étant pris isolément, c'est-à-dire en utilisant à chaque fois une population différente de coccinelles. A cet effet, un nombre variable d'individus qui viennent de muer et qui sont strictement à jeun, sont isolés et reçoivent, deux fois par jour, jusqu'à la mue suivante, un nombre et un poids déterminé de femelles aptères du puceron *Myzus persicae* Sulz. Le comptage, puis la pesée des pucerons qui restent dans les enceintes d'élevage s'effectuant de 8 en 16 h permettent d'établir un bilan biquotidien de la biomasse prédatée. Par ailleurs, la mesure du poids des larves au début et à la fin de chacun des contrôles réalisés permet d'introduire la notion de rendement alimentaire.

2.2. — *Matériel*

Les femelles aptères de *M. persicae* proviennent d'une souche élevée au laboratoire (température : 20 °C $\pm$ 1 °C, humidité relative 60-70 p. 100, photopériode 16 h) sur des petits pois (variété « *Nain volontaire* » de Clause). Ces végétaux sont cultivés dans des boîtes en plastique (L 26,5 cm, l 13,5 cm, h 7 cm) contenant des copeaux de conifères arrosés avec de l'eau.

Les femelles ont été choisies pour ce travail du fait de leur taille qui, en particulier, les rend moins sensibles à la déshydratation, de leur forme et de la présence d'une cauda caractéristique. L'ensemble de ces critères morphologiques facilite leur récolte et leur tri qui sont faits au pinceau. A la différence des stades larvaires, le stade imaginal n'évolue pas. Les femelles séparées du substrat végétal ne se reproduisent pas.

Le choix d'un intervalle de temps (8 h et 16 h) relativement court dans le renouvellement de l'alimentation de ce prédateur est destiné à minimiser la déshydratation des pucerons qui n'est pas négligeable, étant donné qu'ils sont détachés de leur substrat végétal.

Les coccinelles proviennent également d'un élevage permanent de laboratoire. Elles se développent librement dans de grandes cages recouvertes d'une enveloppe de tulle de nylon ; ces enceintes contiennent un nombre de boîtes de petits pois infestés par *M. persicae* tel que leurs besoins alimentaires soient largement satisfaits. Cette population est maintenue dans les conditions ambiantes suivantes : température : 20 °C $\pm$ 1 °C, H.R. : 60-70 p. 100, photopériode comportant 16 h d'éclairement.

Pour sélectionner des larves d'un stade précis, nous prélevons dans la souche des individus arrivés à la fin du stade précédent et nous les plaçons dans des petites boîtes en plastique transparent, en absence d'alimentation. Ils sont utilisables dès la

fin de la mue. Lorsque celle-ci intervient la nuit, les larves subissent une période de jeûne de 16 h.

Les larves arrivées à la fin d'un stade sont faciles à reconnaître : elles ont perdu leur mobilité, elles ont acquis une coloration franchement noire et elles présentent une rétraction de l'abdomen.

2.3. — *Méthode*

Partant d'individus isolés, à jeûn et appartenant à un stade déterminé, nous leur offrons deux fois par jour jusqu'à la mue suivante un nombre (et un poids) connu de femelles aptères. A l'issue de chaque période de temps, nous renouvelons l'alimentation dans les conditions précédemment décrites. Les larves sont pesées au début et à la fin de chaque séquence alimentaire pour connaître le gain de poids correspondant. Nous pesons et nous comptons ensuite les pucerons restants. La différence entre le nombre de pucerons offerts initialement et le nombre final est égal au nombre de proies consommées, ce qui peut être partiellement vérifié par le dénombrement des dépouilles subsistant dans la boîte. Les pesées sont réalisées à l'aide d'une balance Mettler (sensibilité 10^{-2} mg) pour les pucerons et d'une micro-balance Seratam (sensibilité 10^{-3} mg) pour les coccinelles. Les comptages se font, la plupart du temps, sous une loupe binoculaire.

Le nombre (ou le poids) de femelles aptères de puceron offert individuellement et périodiquement, aux larves de cette coccinelle est fonction du stade et a été déterminé à l'aide d'essais préliminaires de façon à être supérieur à leurs besoins. Alors que les larves du premier (L1) et de deuxième (L2) stades ont reçu, deux fois par jour, vingt femelles, les larves de troisième (L3) et de quatrième (L4) stades ont été respectivement mises en présence de vingt et trente pucerons le jour et de trente et quarante proies la nuit.

Par 24 h, les intervalles de temps qui séparent deux contrôles successifs ne sont pas égaux, leur durée est d'environ 8 h le jour et de 16 h la nuit.

Les résultats décrits dans cet exposé ont été obtenus à partir de cinquante larves de premier stade, quarante cinq larves de deuxième stade, cinquante larves de troisième stade et soixante quatre larves de quatrième stade. Compte tenu du temps nécessaire à la récolte des pucerons, les larves d'un même stade ont été, chaque fois, réparties en deux ou trois lots successifs. Chaque demi-journée, nous avons associé, à chaque lot de larves, dix petites boîtes contenant exactement le même nombre de femelles de puceron. L'observation, le comptage et la pesée de ces témoins, permettent de connaître la mortalité due aux conditions expérimentales et la perte de poids liée à leur déshydratation.

Quel que soit le stade, les larves sont élevées dans des petites boîtes (⌀ : 3 cm, h : 1 cm) en plastique transparent dont le couvercle est partiellement grillagé.

Pendant toute la durée des essais, les larves sont maintenues dans les conditions ambiantes déjà citées.

3. — Les critères d'analyse des résultats

A l'issue de chaque séquence alimentaire, nous disposons de quatre données :

+ Le nombre de pucerons consommés.
+ Le nombre et le poids de pucerons restants.

+ Le gain de poids de la larve de coccinelle.
+ La perte de poids des pucerons témoins.

La consommation alimentaire des larves est exprimée en nombre et en poids (en mg) de pucerons ingérés.

3.1. — *L'estimation numérique de la consommation*

Le comportement alimentaire des larves de coccinelles comprend, en général, deux phases successives (Banks, 1957 ; Blackman, 1967 ; Hawkes, 1920.). Une phase d'exodigestion visualisée par des changements successifs de volume et de coloration de la proie et une phase de consommation directe qui correspond à l'ingestion partielle ou totale de la dépouille de l'hôte. Dans notre cas, c'est-à-dire en présence de femelles aptères du puceron *M. persicae* les larves des premier et deuxième stades larvaires ainsi que les jeunes larves du troisième stade pratiquent uniquement l'exodigestion. La consommation directe de la dépouille qui apparaît au cours du troisième stade, est générale chez les larves âgées (L4). Celles-ci ingèrent toute la proie exception faite de la région antérieure (capsule céphalique, parties ventrales du thorax). L'existence et l'importance de ces deux phases varient, probablement, en fonction du stade et de l'espèce du puceron consommé. *Adalia bipunctata* L. (*Coccinellidae*) ne pratique pas l'exodigestion lorsqu'elle est en présence d'*A. fabae* qui est une mauvaise nourriture pour elle (Blackman, 1967).

Les pucerons qui ont été consommés par exodigestion sont faciles à reconnaître. Ils sont aplatis et présentent aux endroits où ils ont été saisis par le prédateur, une zone nécrosée plus ou moins importante, visible sous la loupe binoculaire. Par ailleurs, grâce à la durée relativement courte de l'intervalle de temps entre deux contrôles successifs, ces pucerons conservent leur coloration naturelle tandis que les individus morts naturellement acquièrent très rapidement une coloration brune.

Dans le développement de cet exposé, nous ne différencierons pas les pucerons sucés de ceux dont la dépouille a été plus ou moins dévorée. Ils sont regroupés sous la désignation de « pucerons consommés ».

3.2. — *L'estimation pondérale de la consommation*

Le poids de puceron consommé par larve et par séquence alimentaire est calculé d'une manière très particulière. Partant du poids initial de chaque lot d'aphides distribué à une coccinelle, nous l'avons divisé par le nombre d'individus (vingt, trente ou quarante, en fonction du stade de la coccinelle) obtenant ainsi *le poids moyen d'une femelle aptère*. Cette estimation nous a paru convenable car le nombre de proies par lot est assez élevé. D'autre part, nous nous sommes toujours efforcés de récolter des femelles de taille comparable.

Ce poids moyen est ensuite multiplié par *le pourcentage moyen d'utilisation du stade hôte correspondant par le stade considéré de la coccinelle*, quantité qui sera précisée plus loin dans le texte. La valeur obtenue est diminuée *de la perte moyenne de poids due à la déshydratation de l'hôte* dont nous indiquerons aussi, les modalités de calcul. Cette quantité, exprimée en mg, correspond dans nos conditions au poids moyen de matière ingérée par une larve, à partir d'une *femelle moyenne* de puceron. Cette valeur multipliée par le nombre total de proies consommées (sucées et dévorées), donne l'estimation de la consommation.

Le pourcentage moyen d'utilisation correspond à la quantité (mg) de matière qui est *réellement* ingérée par une larve de coccinelle à partir d'une femelle de puceron *dont le poids est connu*. Cette quantité qui est exprimée en pourcentage par rapport au poids initial de l'hôte a été obtenue de la façon suivante :

A une cinquantaine de larves de chaque stade du prédateur maintenues à jeun depuis 24 h, nous avons offert individuellement une femelle de puceron de poids connu tandis qu'une autre, isolée dans les mêmes conditions, sert de témoin de déshydratation. Dès la fin de la prise alimentaire, nous avons pesé la dépouille de l'hôte. La différence entre le poids initial du puceron et le poids final de la dépouille, diminuée de la perte de poids due à la déshydratation calculée à partir de la femelle témoin, donne la quantité moyenne ingérée par les différents stades larvaires de la coccinelle à partir d'une femelle hôte (tabl. 1). Dans l'ordre croissant des stades, le pourcentage d'utilisation de l'hôte est de 66,86 p. cent, 83, 45 p. cent, 95,36 p. cent, 97,43 p. cent. Chez *Coccinella septempunctata* L., il est de 61,5 p. cent au premier stade larvaire et de 100 p. cent au troisième stade. Il dépend de la valeur alimentaire du puceron. Lorsque la coccinelle *Adalia bipunctata* L. est nourrie à l'aide d'un bon puceron (*M. persicae*) il atteint 85,8 p. cent par opposition à 29,0 p. cent en présence d'un mauvais puceron, *Megoura viciae* Kaltenbach (Blackman, 1967).

TABLEAU 1

Pourcentage d'utilisation d'une femelle aptère du puceron M. persicae *par les différents stades larvaires de la coccinelle* S. undecimnotata

Critères	Stades larvaires de la Coccinelle			
	L1	L2	L3	L4
Nombre de larves par essai.....	55	45	45	45
— p. 100 moyen d'utilisation d'une femelle aptère de *M. persicae*.....	66,86 ± 3,64	83,45 ± 3,46	95,36 ± 1,00	97,43 ± 1,06
— Temps moyen nécessaire à la consommation d'une femelle de *M. persicae* (en mn).....	267,42 ± 33,79	194,14 ± 24,68	7,605 ± 10,03	20,80 ± 2,50

La perte de poids liée à la déshydratation des pucerons pendant la durée de chaque séquence alimentaire a été calculée, pour chaque lot témoin en divisant la somme de son poids initial et de son poids final par deux (valeur centrée) puis par le nombre correspondant d'individus présents. On obtient ainsi le poids moyen d'un hôte au milieu de l'intervalle de temps considéré. La différence entre cette valeur et le poids initial d'un puceron de ce lot constitue une estimation de la perte moyenne de poids par déshydratation. Elle est utilisée sous cette forme dans le calcul du poids consommé par chaque larve de coccinelle.

3.3. — *Expression des résultats*

A partir de ces deux variables (nombre et poids de pucerons ingérés) et du poids des larves du prédateur, nous avons étudié successivement :

1. L'évolution pondérale des différents stades larvaires et nous l'avons comparé à l'évolution de larves placées dans les mêmes conditions mais recevant, deux fois par jour, un mélange des différents stades du même hôte.

2. L'évolution en fonction du stade et du temps de la consommation par demi-journée.

3. L'évolution, en fonction du poids, de la consommation journalière cumulée.

4. L'évolution du rendement, c'est-à-dire du rapport, multiplié par cent, du gain de poids de la coccinelle au poids de pucerons ingéré.

Nous avons, par ailleurs, mis en évidence un certain nombre de caractéristiques pondérales de cet insecte dans les étapes post-larvaires de son développement : la perte moyenne de poids du dernier stade larvaire après sa fixation sur un substrat, la perte moyenne de poids pendant la nymphose et le poids moyen des adultes à l'émergence.

4. — Résultats

4.1. — *L'évolution pondérale des différents stades larvaires du prédateur*

L'évolution pondérale des quatre stades larvaires se traduit par des courbes de même forme (fig. 1). A partir du poids initial (poids à l'éclosion ou à la mue), les larves présentent un accroissement pondéral régulier dont l'intensité dépend du stade, passent par un poids maximum (PM) et perdent du poids peu de temps avant la mue suivante par suite de l'interruption de l'alimentation. Il semblerait que cette période sans prise alimentaire ne soit pas générale. D'après Balduf (1935) *C. transversoguttata* se nourrit sans arrêt jusqu'à la nymphose.

Pour la larve du premier stade, le poids moyen initial est de 0,172 mg ($\pm$ 0,08), le poids maximal est égal à 0,747 mg ($\pm$ 0,057). En 3,5 jours une larve de premier stade multiplie, en moyenne, son poids par un facteur de 4,34. La période d'amaigrissement dure 1,0 jour en moyenne et entraîne une perte de 0,050 mg.

Au deuxième stade larvaire, le poids moyen initial et le poids moyen maximal valent respectivement 0,669 mg ($\pm$ 0,022) et 2,298 mg ($\pm$ 0,135) ce qui correspond à un facteur de multiplication égal à 3,43 en moyenne. La perte de poids avant la mue est de 0,076 mg ($\pm$ 0,09).

Le troisième stade passe, en 3 jours, d'un poids initial de 2,074 mg ($\pm$ 0,074) à un poids maximal de 6,428 mg ($\pm$ 0,296), soit un facteur d'accroissement de 3,10. La perte moyenne de poids avant la dernière mue larvaire est de 0,141 mg ($\pm$ 0,010).

Les larves de dernier stade présentent le plus fort accroissement pondéral puisque leur poids croît, en moyenne, de 7,295 mg ($\pm$ 0,216) à 32,239 mg ($\pm$ 0,923). Par contre le facteur de multiplication du poids (4,42) reste sensiblement égal à celui du premier stade (L1). Ces larves présentent une première phase d'amaigrissement (3,40 mg, $\pm$ 0,30) entre le moment où elles atteignent le poids maximum et le moment où elles se fixent au substrat par leur pseudopode anal (2 jours). Jusqu'à

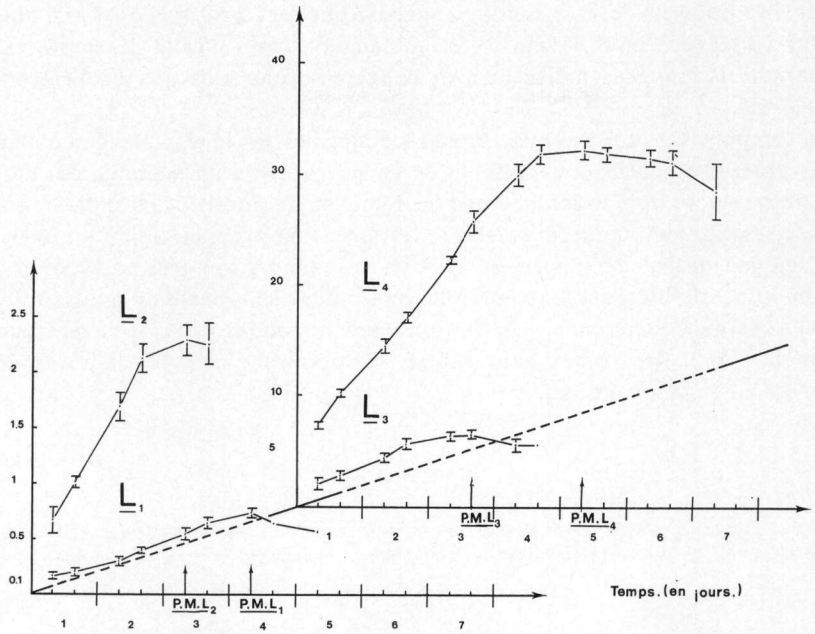


FIG. 1. — *L'évolution pondérale* (en mg) *des différents stades larvaires de la coccinelle* S. undecimnotata *en fonction du temps* (*en jours*). Conditions ambiantes : t° : 20 °C ± 1 ; humidité relative : 60-70 p. 100 ; photopériode comportant 16 h d'éclairement ; PM : poids maximum moyen atteint par les individus du stade i.

la mue nymphale, c'est-à-dire en 2 jours environ, elles perdent encore 2,23 mg (± 0,243). La fixation des larves survient lorsque leur poids est supérieur à 26 mg.

Durant le stade nymphal dont la durée moyenne est de 6,63 jours (± 0,10) la perte moyenne de poids est de 4,06 mg (± 0,54).

Globalement, un adulte pesé peu de temps après l'émergence, au moment où sa coloration définitive est assurée, provient d'une larve de dernier stade dont le poids maximal est égal au poids de l'imago augmenté d'une quantité égale à 9,80 mg (± 0,498).

Le poids moyen des adultes à l'émergence est de 24,706 mg (± 0,999) pour les femelles et de 21,806 mg (± 0,825) pour les mâles, la différence étant significative au seuil 5 p. 1 000 (test F.). En fait, on constate que le poids des femelles est plus variable que celui des mâles et que de nombreux adultes qui appartiennent aux deux sexes sont identiques à ce point de vue.

Ces résultats ont été obtenus dans des conditions bien définies mais il est certain que l'évolution pondérale des coccinelles varie en fonction de nombreux facteurs parmi lesquels on peut citer l'espèce prédatrice elle-même qui a un rythme propre de croissance (Blackman, 1967). A celui-ci s'ajoute un ensemble de conditions abiotiques, en particulier la température (Niemczk, 1966 ; Gawande, 1966 ; Hodek, 1967 ; Trépanier-Blais, 1972). L'espèce aphidienne (Blackman, 1967) sa densité (Smith, 1966) et par conséquent le jeûne (Smith, 1966) sont capables de la modifier. La relation entre le poids des larves et le poids des adultes est connue. D'une manière générale

toute amélioration de la croissance pondérale des larves se traduit par l'obtention d'adultes plus gros (Smith, 1966). Il est également connu que le poids des femelles est supérieur à celui des mâles bien qu'il présente une plus grande hétérogénéité (Smith, 1965).

La comparaison des caractéristiques pondérales de larves élevées à l'aide de femelles aptères de puceron avec celles de larves recevant un mélange des différents stades de ce même aphide montre que les femelles de pucerons constituent en elles-mêmes, une excellente nourriture et que les larves de premier stade, en particulier, les utilisent convenablement (tabl. 2). Les avis des auteurs sont très partagés en ce qui concerne la possibilité pour une jeune larve d'utiliser une proie de grosse taille. Les jeunes larves de *C. septempunctata* consomment les stades âgés de divers pucerons (Blackman, 1967). Par contre pour Malyk et Robinson, 1971, plusieurs espèces de coccinelles en sont incapables.

TABLEAU 2

Caractéristiques pondérales de larves élevées, en permanence, à l'aide d'un mélange des différents stades du puceron M. persicae Sulz. (S) *et de larves nourries uniquement avec des femelles aptères de ce puceron* (F)

Critères	Stades de la coccinelle							
	L1		L2		L3		L4	
	F	S	F	S	F	S	F	S
Nombres de larves .	55	59	45	59	45	59	64	59
Poids moyen au début du stade	0,172 ± 0,080	0,149 ± 0,014	0,669 ± 0,022	0,684 ± 0,029	2,07 ± 0,07	2,20 ± 0,08	7,29 ± 0,22	7,26 ± 0,29
Poids maximum (PMi) atteint	0,747 ± 0,06	0,699 ± 0,018	2,298 ± 0,135	2,260 ± 0,090	6,43 ± 0,30	7,71 ± 0,21	32,24 ± 0,92	32,02 ± 0,84
Temps nécessaire pour atteindre PMi.	3,52 ± 0,18	3,26 ± 0,11	2,50 ± 0,15	2,30 ± 0,10	2,80 ± 0,16	2,44 ± 0,07	5,00 ± 0,20	4,32 ± 0,10
Facteur de multiplication du poids	4,34 ± 0,38	4,70 ± 0,21	3,43 ± 0,18	3,37 ± 0,13	3,10 ± 0,20	3,54 ± 0,11	4,42 ± 0,09	4,46 ± 0,14

Température : 20 °C ± 1 °C ; humidité relative : 60-70 p. 100 ; photopériode comportant 16 h d'éclairement.

4.2. — *L'évolution de la consommation par demi-journée*

Quel que soit le mode d'expression des résultats, en nombre ou en poids de pucerons ingérés, la consommation par demi-journée des différents stades de la coccinelle se traduit par des graphiques d'allure semblable (fig. 2). Pour les larves du premier stade la consommation moyenne est toujours inférieure à un puceron

ce qui est normal compte tenu de la durée de la prise alimentaire (voir tabl. 1). Pour les deux stades suivants (L2 et L3), elle présente un maximum plus ou moins marqué au début du stade, le lendemain de la mue en général. Au niveau des larves de quatrième stade, la consommation se caractérise par deux maxima situés les matins du troisième et du quatrième jour. Leur origine peut s'expliquer si l'on tient compte de la durée exacte des deux séquences alimentaires par 24 h : 8 h le jour et 16 h la nuit. L'observation du graphique 2 permet de constater qu'à un intervalle de temps double (16 h la nuit du deuxième au troisième jour et 16 h la nuit du troisième au quatrième jour) correspond une consommation sensiblement égale à deux fois la consommation pendant une période de 8 h (3e valeur de la fin de l'après-midi troisième jour). Il est fort probable par conséquent que les larves de cette coccinelle se

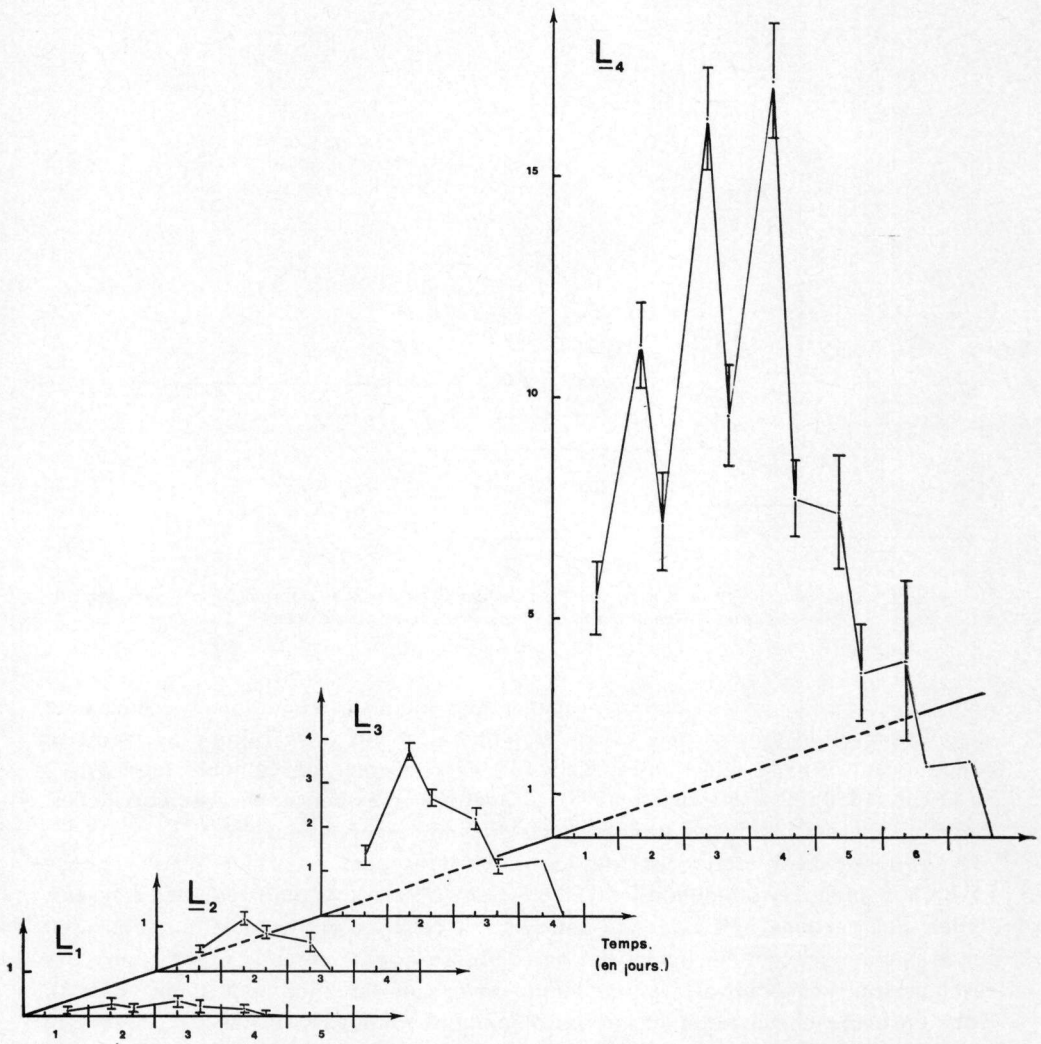


FIG. 2. — *Poids total moyen de femelles aptères du puceron* M. persicae *Sulz consommées par les stades larvaires de la coccinelle* S. undecimnotata *Schn en fonction du temps.*

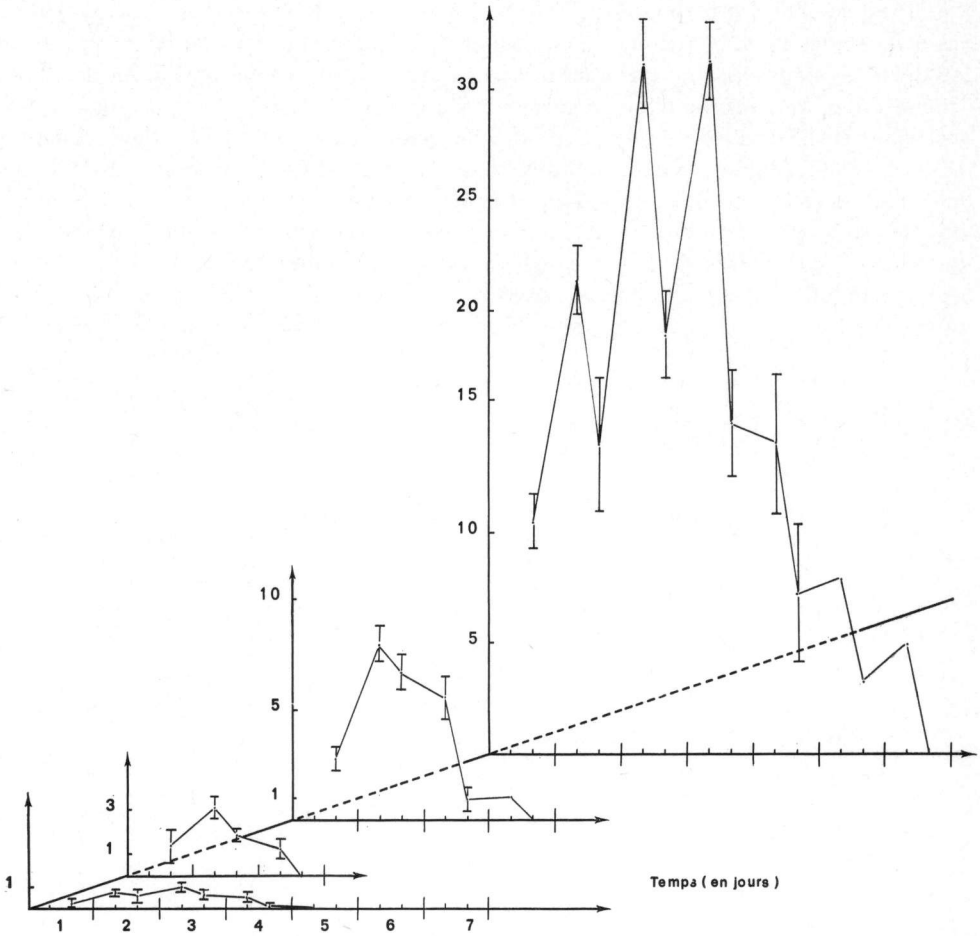


FIG. 2. — *Evolution journalière de la consommation de femelles aptères du puceron* Myzus persicae *Sulz par les différents stades de la coccinelle* S. 11 notata *Schn.*

nourrissent d'une manière continue quelles que soient les conditions d'éclairement Cette observation montre que les larves n'obéissent pas à un rythme nycthéméral pendant leur activité alimentaire. Cela semble confirmer par ailleurs les travaux de Dixon (1958) et de Fleschner (1959) qui mettent en évidence, chez les coccinelles, l'importance secondaire des stimuli visuels dans la recherche des proies.

Les maxima correspondent à des moyennes statistiques. En réalité, si l'on regarde l'évolution de la consommation individuellement, on constate au niveau des différents stades, une certaine hétérogénéité des rythmes de prise alimentaire qui se traduit sur le graphique, par des intervalles de confiance non négligeables. Par contre, les résultats sont beaucoup plus précis lorsqu'on calcule les bilans par stade (tabl. 3). Dans un ordre chronologique, les consommations totales moyennes par stade sont de 1,379 mg (ou 4,234 pucerons), 2,957 mg (ou 7,600 p.), 11,499 mg (ou 22,340 p.), 82,522 mg (ou 158,829 p.). Ces quantités exprimées en moyenne par jour, deviennent

respectivement : 0,32 mg (ou 1,16 p.), 1,07 mg (ou 2,74 p.), 3,74 mg (ou 7,28 p.), 15,66 mg (ou 30,13 p.). La consommation journalière moyenne calculée à partir du bilan pour l'ensemble du développement larvaire est 6,66 mg/jour (ou 13,07 pucerons/jour).

TABLEAU 3

Résultats généraux concernant les besoins alimentaires des différents stades larvaires de la coccinelle S. undecimnotata (*alimentation : femelles aptères du puceron* M. persicae)

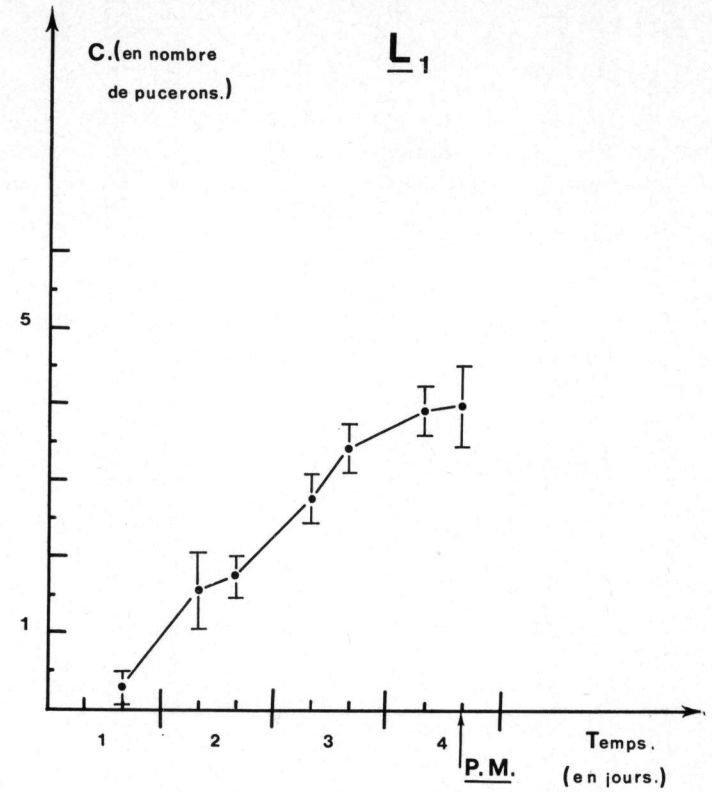
Stades	Cm totale exprimée en		Durée en des stades	Cm journalière exprimée en		Cm en p. 100 par rapport à la C totale
	Nombre	Poids (mg)		Nombre	Poids	
L1	4,234 ± 0,268	1,379 ± 0,096	3,66 ± 0,14	1,16	0,32	2,19
L2	7,600 ± 0,238	2,957 ± 0,217	2,77 ± 0,10	2,74	1,07	3,94
L3	22,340 ± 1,085	11,499 ± 2,465	3,07 ± 0,11	7,28	3,74	11,57
L4	158,829 ± 3,963	82,522 ± 3,414	5,27 ± 0,12	30,13	15,66	82,30
Valeurs totales ..	193,003 ± 5,782	98,347 ± 6,192	14,77	13,07	6,66	—

Température : 20 °C (± 1 °C), H.R. : 60-70 p. 100.
Eclairement : 16 h.
La consommation moyenne (Cm) est exprimée en nombre et en poids (en mg) de pucerons ingérés.

Cette valeur est comparable à celles obtenues par Balduf (1926) chez *Coccinella trifasciata* L. (15,8 p.), *Olla abdominalis* (19,9 p.), *Olla oculata* (17,2 p.), *Adalia bipunctata* L. (14,1 p.) et *Cycloneada sanguinea L.* (14,5 p.). Par contre, *C. septempunctata* (Bodenheimer et Klein, 1936) et *Hippodamia convergens* Guer. (Nielson et Currie, 1960) qui sont des espèces de grande taille consomment davantage, soixante et cinquante quatre pucerons par jour, respectivement.

La production d'adultes de la coccinelle *S. undecimnotata* à partir de larve de premier stade nécessite, dans nos conditions expérimentales, l'ingestion de 98,347 mg de matière fraîche ou bien de 193,003 (± 5,782) femelles aptères de *M. persicae*. Les larves, aux différents stades, prélèvent respectivement 2.19 p. 100, 3,94 p. 100, 11,57 p. 100 et 82,30 p. cent de la consommation larvaire totale.

Chez les autres espèces de coccinelles cette consommation se situe entre cent quarante sept pucerons (*Cydoneda sanguinea* L.) et six cents pucerons (*Coccinella transversoguttata* Faldermann) (Balduf, 1926). La coccinelle *Adalia bipunctata* L. consomme au 4e stade, 80 p. 100 de la quantité totale ingérée pendant la vie larvaire (Blackman, 1967).


C.(en nombre
de pucerons.)
L 1
5
1
1
2
3
4
P.M.
Temps.
(en jours.)

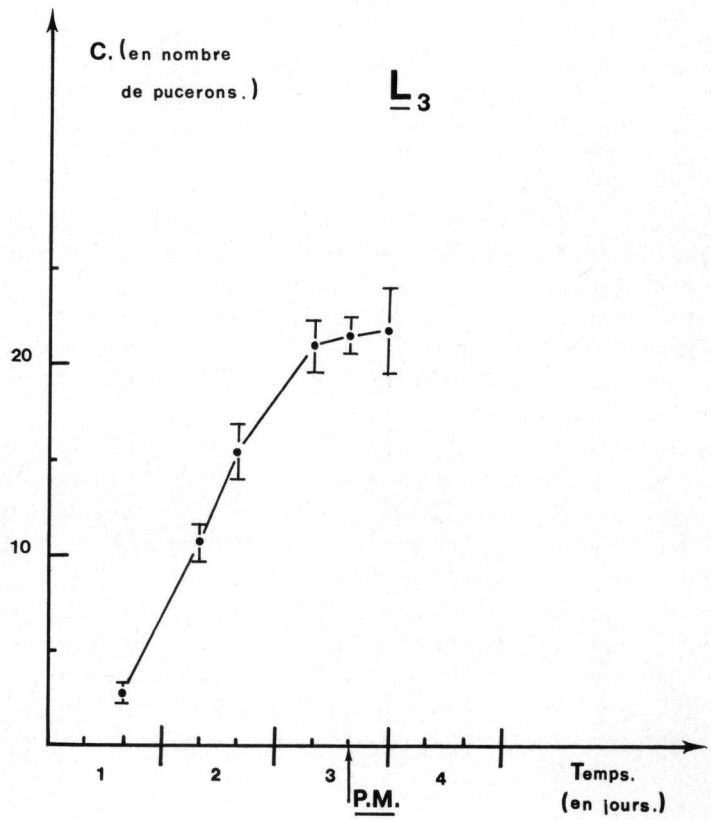

C. (en nombre
de pucerons.)
L 3
20
10
1
2
3
4
P.M.
Temps.
(en jours.)

FIG. 3.

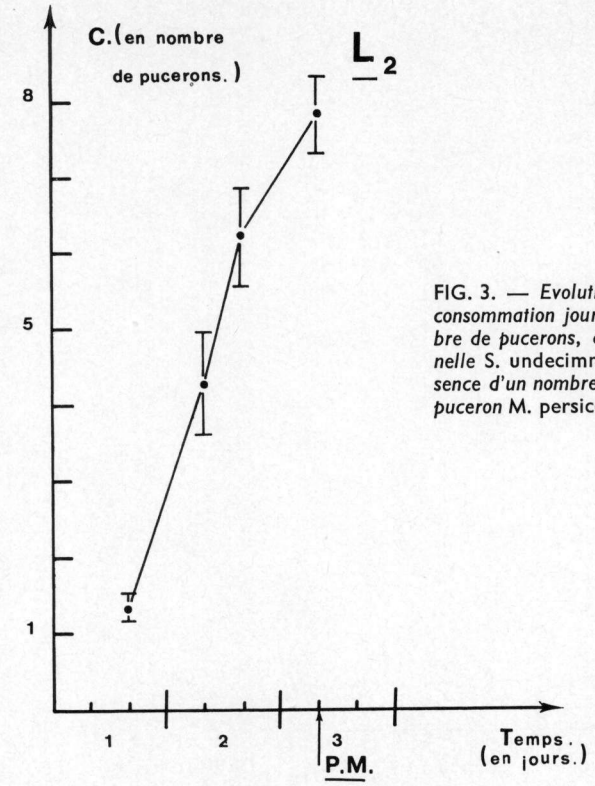
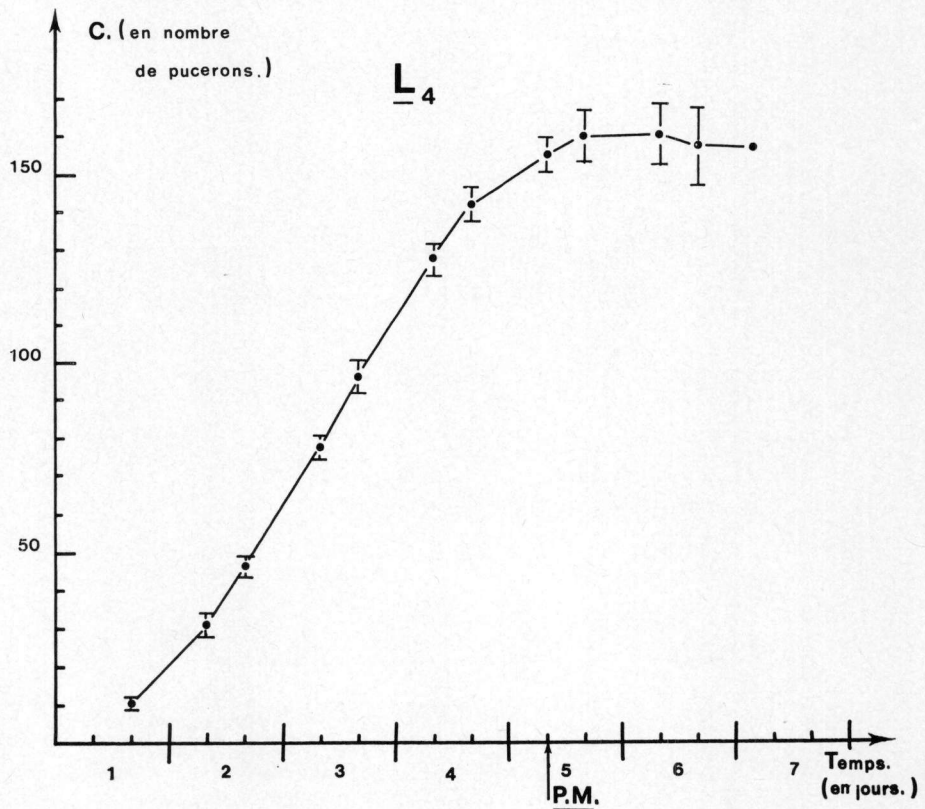


FIG. 3. — *Evolution, en fonction du temps, de la consommation journalière cumulée exprimée en nombre de pucerons, des différents stades de la coccinelle* S. undecimnotata *lorsqu'ils sont mis en présence d'un nombre déterminé de femelles aptères du puceron* M. persicae.



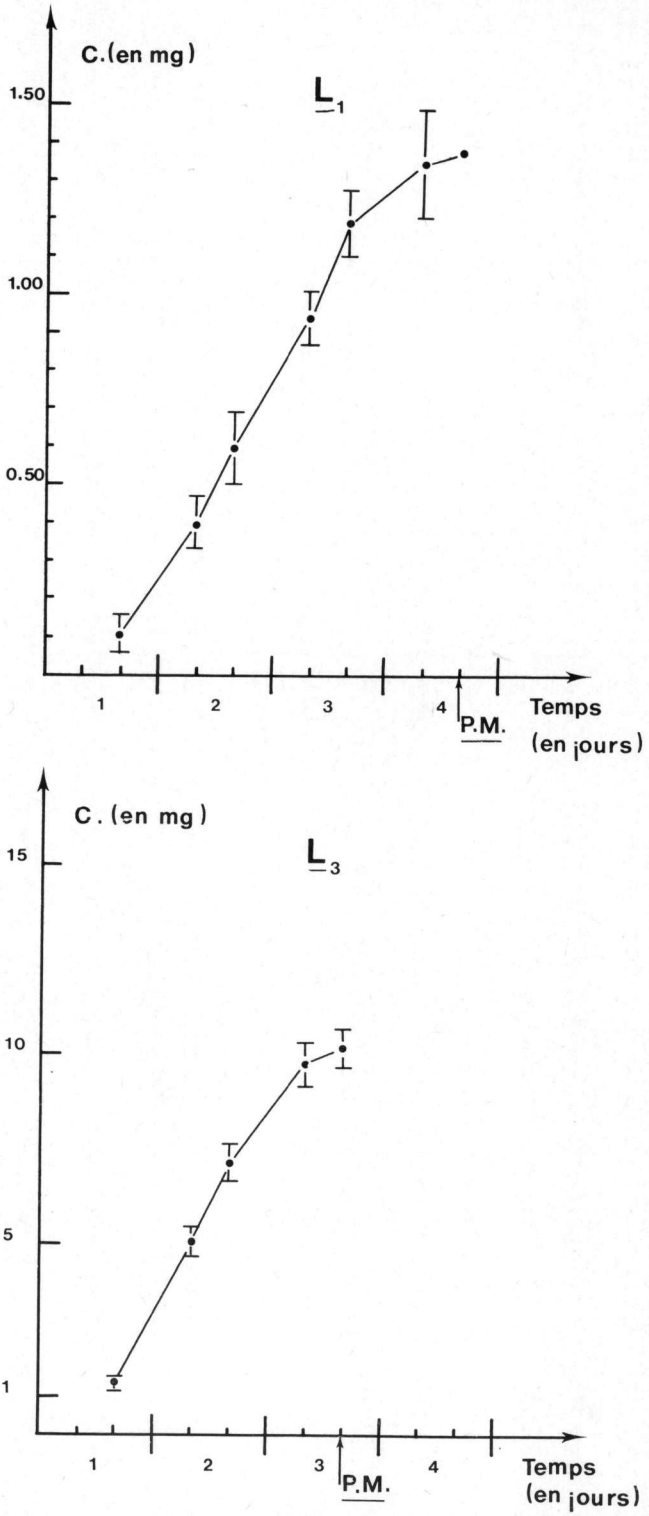

C.(en mg)
L1
1.50
1.00
0.50
1
2
3
4
P.M.
Temps
(en jours)
C. (en mg)
L3
15
10
5
1
1
2
3
P.M.
4
Temps
(en jours)

FIG. 4.

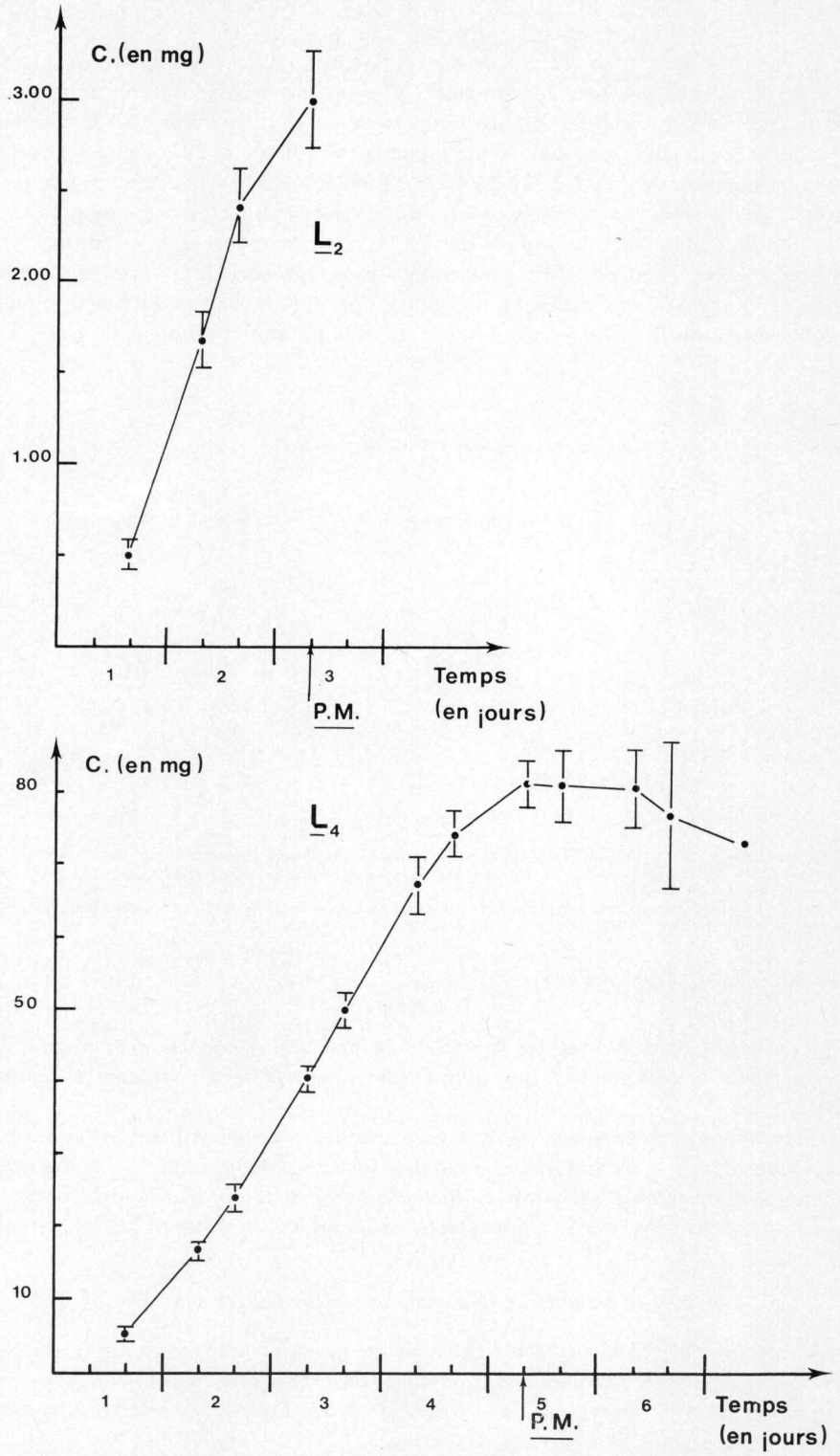


FIG. 4. — *Evolution, en fonction du temps, de la consommation journalière cumulée* (en mg) *des différents stades de la coccinelle* S. undecimnotata *lorsqu'ils sont mis en présence d'un nombre déterminé de femelles aptères du puceron* M. persicae.

A titre indicatif, on peut, connaissant le poids moyen des différents stades du puceron (tabl. 4), calculer le nombre d'individus de chaque stade que la coccinelle doit ingérer pour assurer son développement larvaire : 98,347 mg de pucerons correspondent par exemple à 3 782 L1, 1 726 L2, 813 L3, 433 L4 et trois cent cinq femelles aptères immatures de pucerons. Ces résultats montrent qu'il est indispensable d'indiquer le stade de l'hôte lorsqu'on définit la consommation d'un prédateur. Ces dernières valeurs n'ont pas de signification écologique car, dans le milieu naturel, le stade de la proie attaquée dépend du stade du prédateur, de son âge, de la mobilité des deux antagonistes et de la composition de la population aphidienne.

TABLEAU 4

Caractéristiques pondérales du puceron M. persicae

Stade du puceron *M. persicae*	Poids moyen (en mg)
L1	0,026 ± 0,002
L2	0,057 ± 0,04
L3	0,121 ± 0,010
L4 (avec ou sans fourreaux alaires)	0,227 ± 0,015
Femelle aptère immature	0,322 ± 0,023
Femelle aptère féconde	0,462 ± 0,019

(Elevage individuel sur petits pois « Nain volontaire Clause ». Température 20 °C (± 1 °C), H.R. : 60-70 p. 100. Eclairement : 16 h. Pesées effectuées pour chaque stade dans un intervalle de temps de 12 h après la mue correspondante. Nombre final d'individus : 50).

Remarque : Le poids moyen des différents stades larvaires du puceron et le poids moyen des femelles aptères immatures se répartissent, en fonction du temps, sur une droite d'équation :

$$\text{Log}_{10} \text{ Poids (en mg)} = 0{,}16\ t \text{ (en jour)} + 1.68.$$

Le coefficient de corrélation est $r = 0{,}970$.

Nous avons constaté que les larves de ce prédateur, consomment toujours les pucerons qu'elles saisissent et que, généralement, la prise alimentaire est ininterrompue.

En présence d'un excès de nourriture, certaines coccinelles tuent un nombre de proies supérieur à leurs besoins alimentaires (Smith, 1965). Chez *S. undecimnotata*, ce phénomène ne semble pas se produire car le nombre de pucerons morts, exception faite des individus sucés et consommés, a toujours été voisin de celui des lots témoins.

4.3. — *L'évolution de la consommation journalière cumulée*

La consommation cumulée est calculée en ajoutant à la consommation d'une séquence alimentaire donnée, les quantités ingérées antérieurement. Ce mode d'expression est très intéressant car il représente, réellement, en fonction du temps, l'évolution des besoins alimentaires des larves.

Les graphiques (3) et (4) traduisent l'évolution de la consommation cumulée,

exprimée en nombre et en poids de pucerons ingérés, en fonction du temps. L'ingestion commence, dans tous les cas, dès le début de l'expérience, en raison peut être, de la période de jeûne subie par les larves au moment de leur sélection. Au niveau des trois premiers stades, le maximum de poids correspond au maximum de consommation, la perte de poids avant la mue résultant de l'interruption de la prise alimentaire. Par contre, les larves de dernier stade peuvent continuer à s'alimenter bien que leur poids diminue. Dans notre essai, 25 p. 100 des larves âgées se sont placées dans ce cas. La consommation pendant la phase d'amaigrissement est de l'ordre d'une dizaine de pucerons.

L'étude de l'évolution de la consommation journalière cumulée en fonction du poids des larves, nous a permis de mettre en évidence, au niveau de chaque stade, l'existence d'une corrélation linéaire entre la consommation cumulée moyenne, exprimée en mg ou en nombre de pucerons ingérés et le poids moyens des larves (fig. 5 et 6). Ces liaisons sont définies dans l'intervalle de poids limité par le poids moyen initial et le poids maximum moyen atteint à la fin des stades. Elles sont représentées par les équations suivantes :

— Pour la larve de premier stade

C (en nombre) = 6,99 N — 1,12 (r = 0,999)
C (en mg) = 2,369 P — 0,375 (r = 0,999)
avec N = nombre de pucerons ingérés
P = poids de pucerons ingérés.

— Pour la larve de deuxième stade

C (en nombre) = 4,74 N — 3,41 (r = 0,997)
C (en mg) = 1,79 P — 1,27 (r = 0,995)

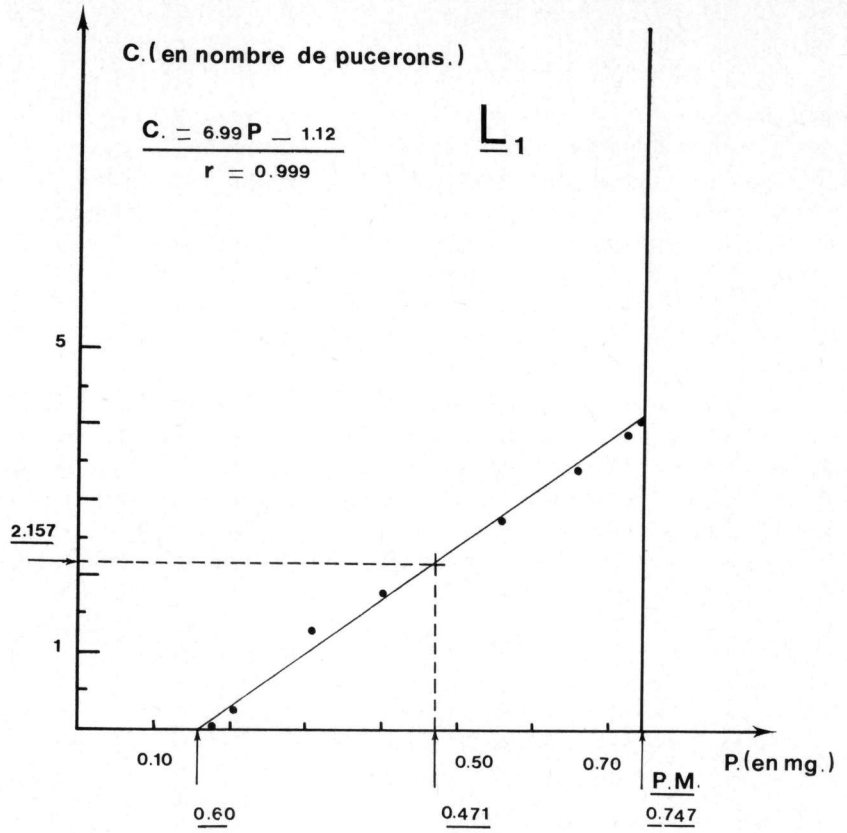
— Pour la larve de troisième stade

C (en nombre) = 4,85 N — 10,70 (r = 0,994)
C (en mg) = 2,26 P — 4,95 (r = 0,994)

— Pour la larve de quatrième stade

C (en nombre) = 6,06 N — 52,69 (r = 0,993)
C (en mg) = 3,18 P — 27,82 (r = 0,993)

L'existence de ces droites montre qu'il y a à tout moment, un rapport constant entre la consommation de l'hôte et le poids de la larve et que ce rapport a une valeur déterminée pour chaque stade larvaire. A partir de ces résultats on peut envisager une méthode qui permettrait d'estimer la consommation nécessaire à une larve pour atteindre son poids quelconque Pi, basée sur la pesée des individus et indépendante de la durée du développement. Soit une larve de *S. undecimnotata* pesant 30 mg. Il s'agit d'une larve de dernier stade. Sa consommation serait égale à la somme des consommations moyennes des trois premiers stades (1,379 + 2,957 + 11,499 = 15,835 mg) et de la consommation faite par la larve L4 pour parvenir à ce poids qui est calculé à l'aide de la formule C = 3,18 P — 27,82 (soit 67,58 mg). La larve de 30 mg aurait consommé jusqu'à ce poids, 83,415 mg de pucerons, soit environ 181,337 femelles aptères (poids moyen de ce stade hôte 0,462 mg, tabl. 4).


C.(en nombre de pucerons.)
C. = 6.99 P — 1.12
r = 0.999
L1
5
2.157
1
0.10
0.50
0.70
P.M.
P.(en mg.)
0.60
0.471
0.747

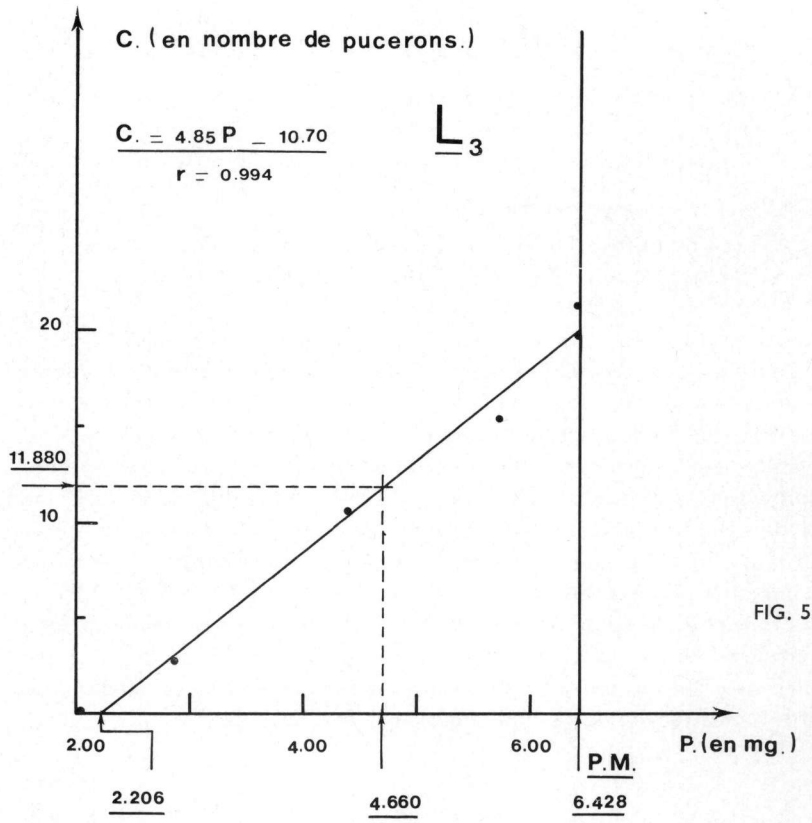
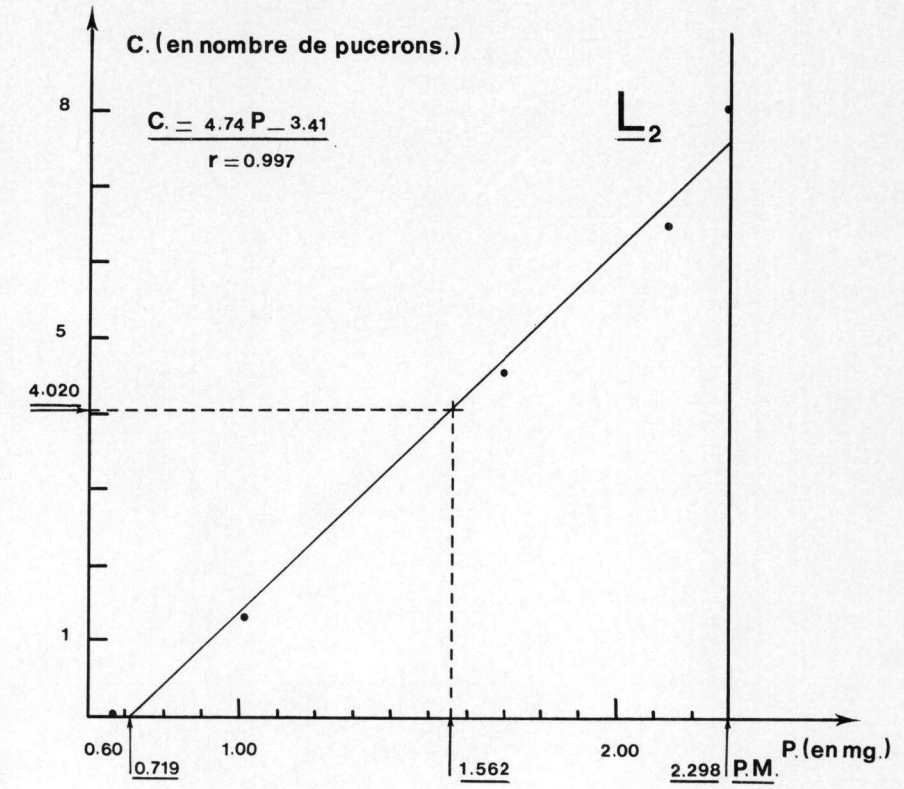

C. (en nombre de pucerons.)
C. = 4.85 P — 10.70
r = 0.994
L3
20
11.880
10
2.00
4.00
6.00
P.M.
P.(en mg.)
2.206
4.660
6.428

FIG. 5.



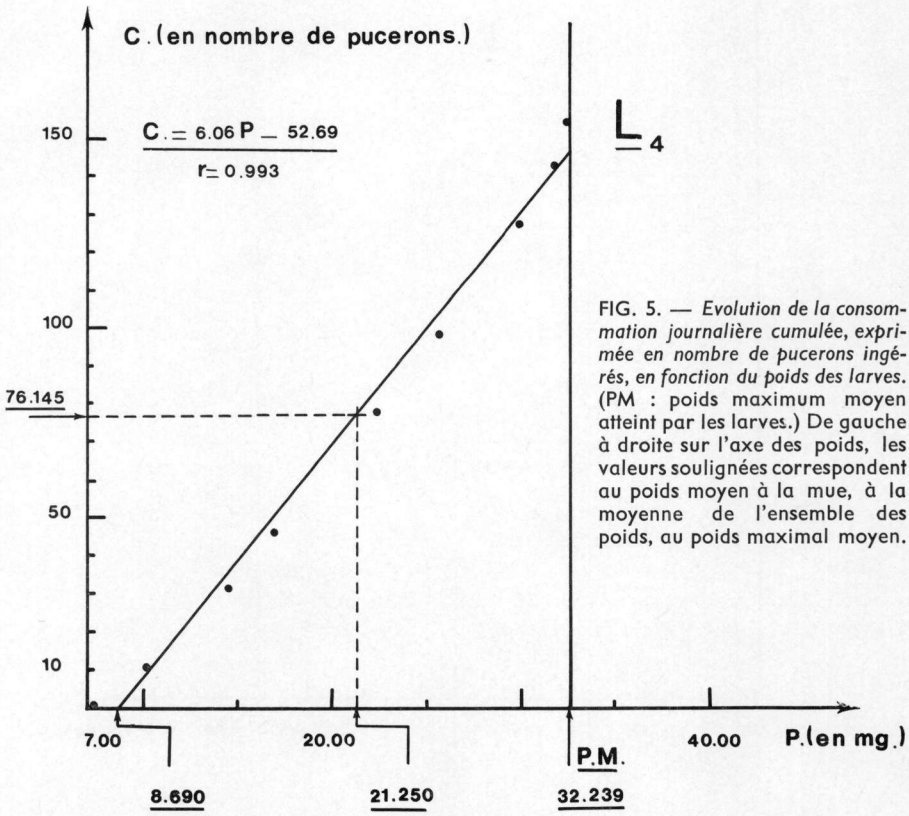
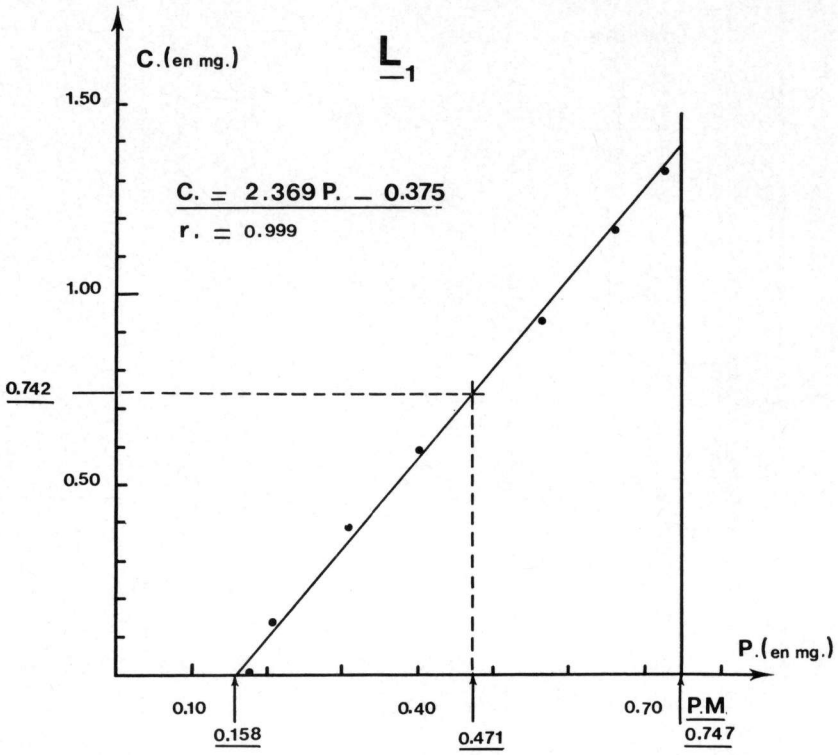


FIG. 5. — *Evolution de la consommation journalière cumulée, exprimée en nombre de pucerons ingérés, en fonction du poids des larves.* (PM : poids maximum moyen atteint par les larves.) De gauche à droite sur l'axe des poids, les valeurs soulignées correspondent au poids moyen à la mue, à la moyenne de l'ensemble des poids, au poids maximal moyen.


C.(en mg.)
L1
1.50
C. = 2.369 P. — 0.375
r. = 0.999
1.00
0.742
0.50
P.(en mg.)
0.10
0.158
0.40
0.471
0.70
P.M.
0.747

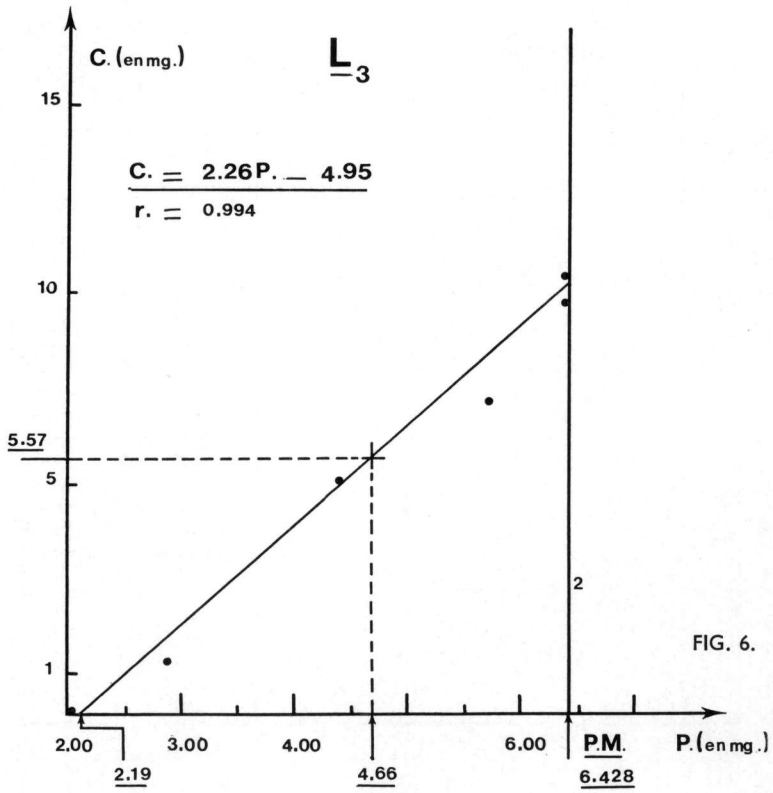
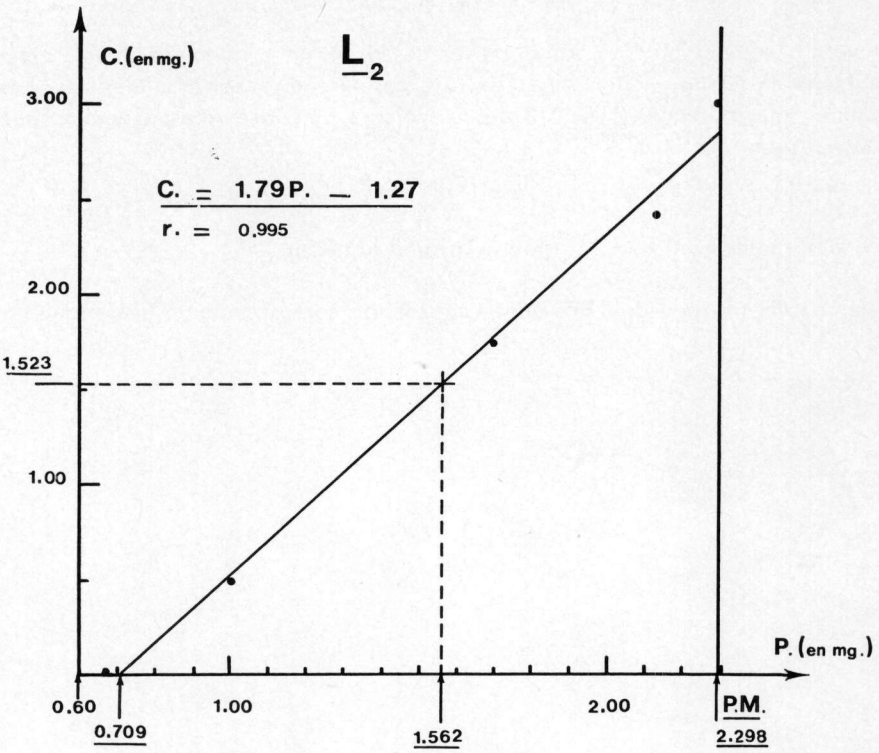

C.(en mg.)
L3
15
C. = 2.26 P. — 4.95
r. = 0.994
10
5.57
5
2
1
2.00
2.19
3.00
4.00
4.66
6.00
P.M.
6.428
P.(en mg.)

FIG. 6.



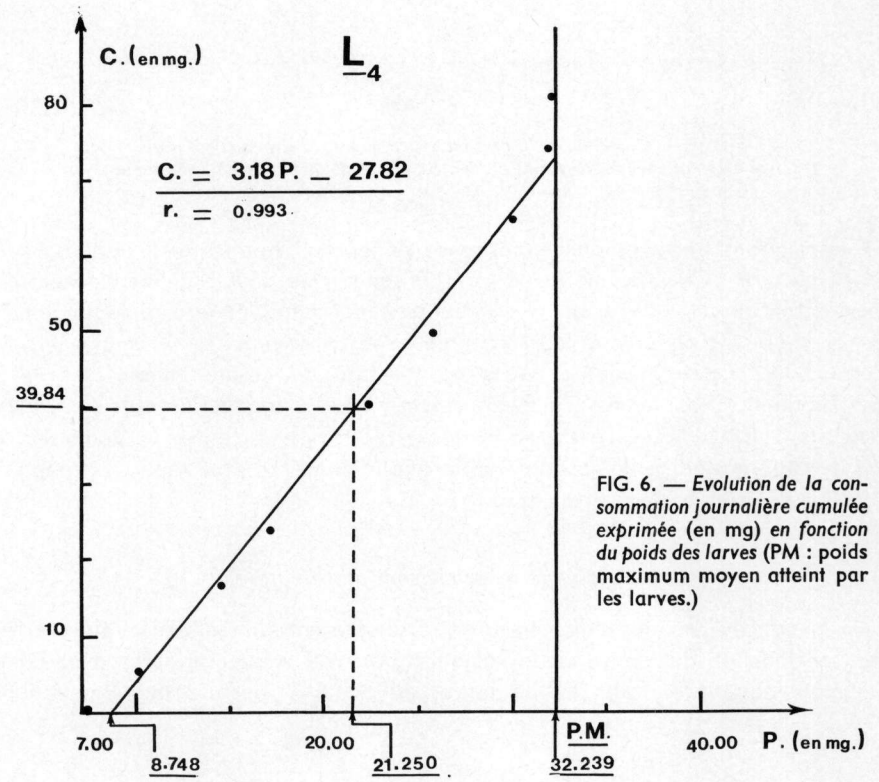


FIG. 6. — *Evolution de la consommation journalière cumulée exprimée* (en mg) *en fonction du poids des larves* (PM : poids maximum moyen atteint par les larves.)

Dans la zone du poids maximal moyen des larves de 4e stade (fig. 6, L4), la droite de corrélation se situe nettement en dessous des valeurs expérimentales. Une transformation logarithmique (base 10) de ces valeurs améliore sensiblement la liaison qui devient (fig. 7) :

$$\text{Log 10 C (en mg)} = 1{,}316 \times \text{Log 10 p} + 0{,}059$$

avec

$$p = P \text{ (poids réel)} - 7{,}295 \text{ (poids moyen à la mue)}$$

et

$$r = 0{,}998 \text{ (au lieu de 0,994 dans l'expression correspondante précédente).}$$

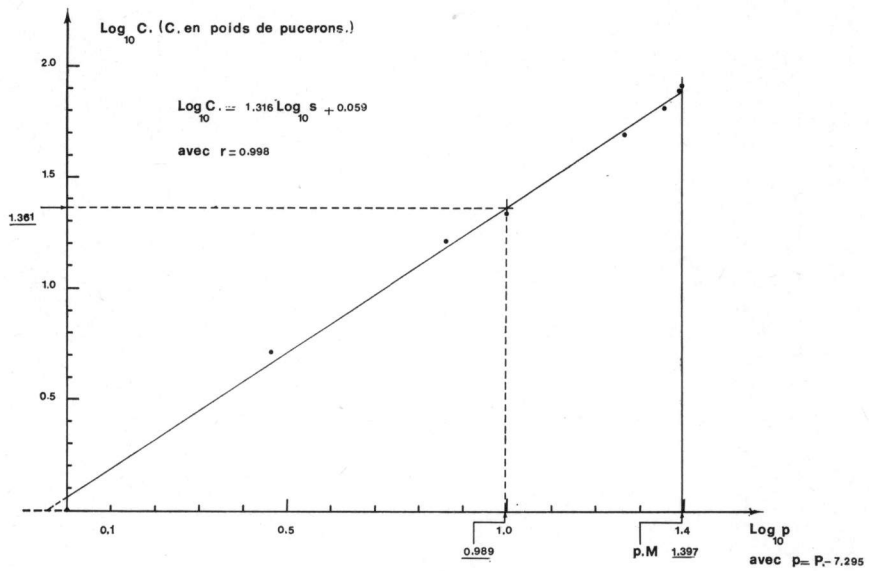


FIG. 7. — *Evolution de la consommation cumulée moyenne* (en mg) *en fonction du poids chez les larves de dernier stade* (L4) *de la coccinelle* S. undecimnotata.

Ces relations linéaires paraissent assez générales chez les arthropodes. Bailey (1976) a montré qu'il y a, au niveau de l'ensemble du développement larvaire de *Mamestra configurata* Wlk. (*Lep. Noctuidae*), une corrélation entre le logarithme du poids (en mg) de la chenille et le logarithme de sa consommation (en mg) : Log P = k_0 Log C — k_1. Le coefficient k_0 varie en fonction de l'alimentation ingérée. De même Turnbull (1962) a mis en évidence chez une araignée prédatrice, *Linyphia triangularis* CLERCK., des relations linéaires ($y = ax - b$) entre le poids sec des larves de chaque stade et la consommation quotidienne (en poids sec). La pente de ces droites dépend également du stade.

4.4. — *L'évolution du rendement alimentaire* (fig. 8)

Au niveau du premier stade larvaire, le rendement alimentaire augmente légèrement en fonction du temps. Cette variation pourrait être en rapport avec l'hypothèse selon laquelle l'intestin de ces larves est clos (G. Iperti, communication per-

sonnelle). Le gain de poids de la larve dû à l'ingestion de proies serait majoré par l'accumulation des excrétats.

Pour les trois autres stades, au contraire, les rendements alimentaires diminuent en fonction du temps. La première valeur qui est toujours supérieure aux suivantes semble résulter du jeûne que subissent les larves au moment de leur sélection. Les rendements alimentaires par demi-journée présentent des variations non négligeables comme en témoignent les intervalles de confiance des moyennes. Par contre, leur valeur moyenne par stade est beaucoup plus précise : 43,95 p. 100 ($\pm$ 2,36 p. 100) pour la L1, 53,04 p. 100 ($\pm$ 1,77 p. 100) pour la L2, 45,12 p. 100 ($\pm$ 1,90 p. 100) pour la L3 et 30,52 p. 100 ($\pm$ 0,72 p. 100) pour la L4. Pour l'ensemble du développement larvaire, le rendement moyen est égal, environ, à 42 p. 100.

Les variations présentées au niveau de chaque stade, par le rendement alimentaire, ne sont pas en contradiction avec les résultats précédents concernant les relations linéaires entre la consommation et le poids. Alors que le rendement alimentaire est calculé à partir des consommations moyennes à l'issue de chaque séquence alimentaire, les corrélations ont été mises en évidence à l'aide des consommations cumulées moyennes.

Chez *Coleomegilla maculata* de Geer., les rendements sont, dans l'ordre croissant des stades : 30 p. 100, 40 p. 100, 40 p. 100 et 20 p. 100 lorsque la nourriture est constituée par le puceron *Acyrthosiphon pisum* Harris. Ces valeurs dépendent de l'espèce aphidienne (Smith, 1965). Comme dans notre cas, le rendement est plus faible chez les larves de dernier stade. D'après Dixon (1958) le rendement moyen total serait de 68 p. 100 chez *Adalia decempunctata* L.

5. – Conclusions

Les besoins alimentaires des différents stades larvaires de la coccinelle *S. undecimnotata* ont été déterminés en leur offrant, deux fois par jour, pendant toute leur durée, un nombre et un poids déterminés de femelles aptères du puceron *M. persicae*. Nous avons constaté que le comportement de prise alimentaire présente deux modalités successives : l'exodigestion qui est commune à tous les stades et l'ingestion au moins partielle de la dépouille qui, dans nos conditions, apparaît seulement à la fin du troisième stade et devient générale au dernier (L4).

Au niveau de chaque stade, deux périodes physiologiques différentes ont été mises en évidence. La première, la plus longue, correspond à la phase alimentaire pendant laquelle les larves se nourrissent d'une manière continue, l'ingestion présentant un maximum d'intensité situé assez tôt au cours du stade. Corrélativement le poids des larves croît régulièrement et plafonne au moment où elles cessent de s'alimenter. La deuxième période correspond à une phase d'amaigrissement pendant laquelle se réalisent les processus de la mue. Sa durée dépend du stade. Exception faite des larves de dernier stade, la consommation cesse à ce moment.

Dans nos conditions (température : 20 °C $\pm$ 1 °C, H.R. : 60-70 p. 100, photopériode comportant 16 h d'éclairement), la consommation totale moyenne par stade est de 1,379 mg pour le premier stade ; 2,957 mg pour le deuxième stade ; 11,499 mg pour le troisième stade et 82,522 mg pour le quatrième stade, valeurs qui correspondent respectivement à 2,19 p. 100, 3,94 p. 100, 11,57 p. 100 et 82,30 p. 100 de la

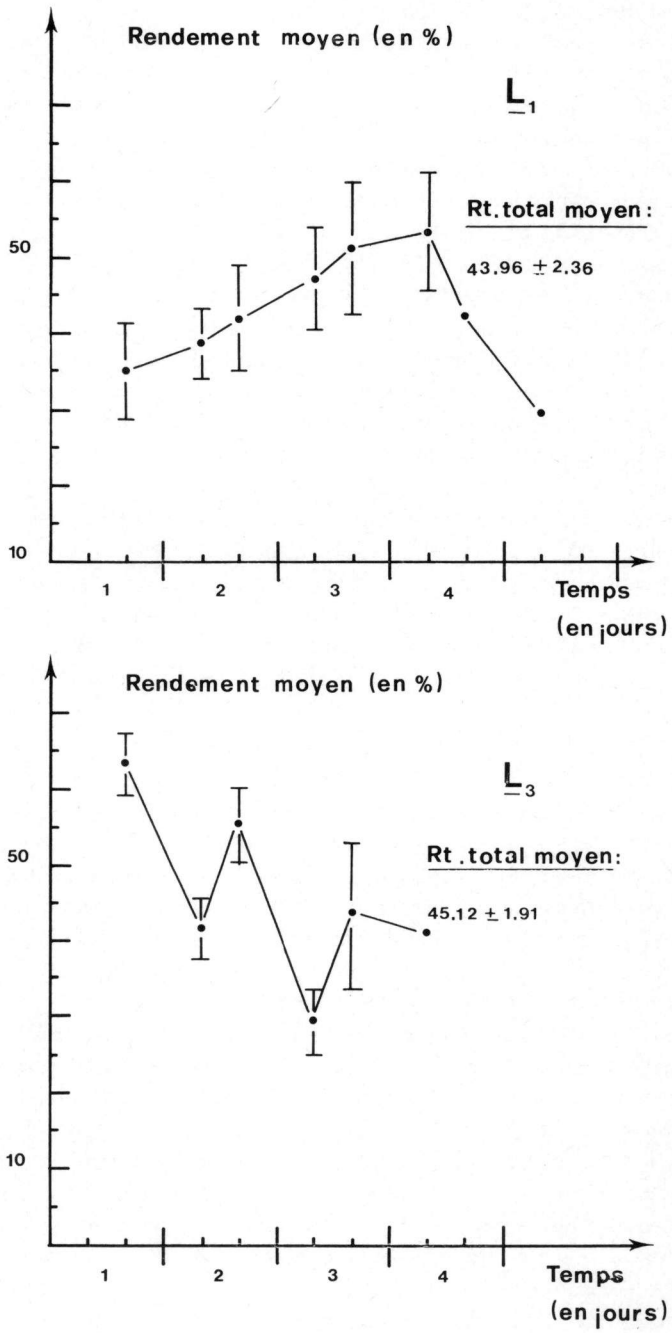

Rendement moyen (en %)
L1
Rt.total moyen:
43.96 ± 2.36
50
10
1
2
3
4
Temps
(en jours)
Rendement moyen (en %)
L3
Rt .total moyen:
45.12 ± 1.91
50
10
1
2
3
4
Temps
(en jours)

FIG. 8.

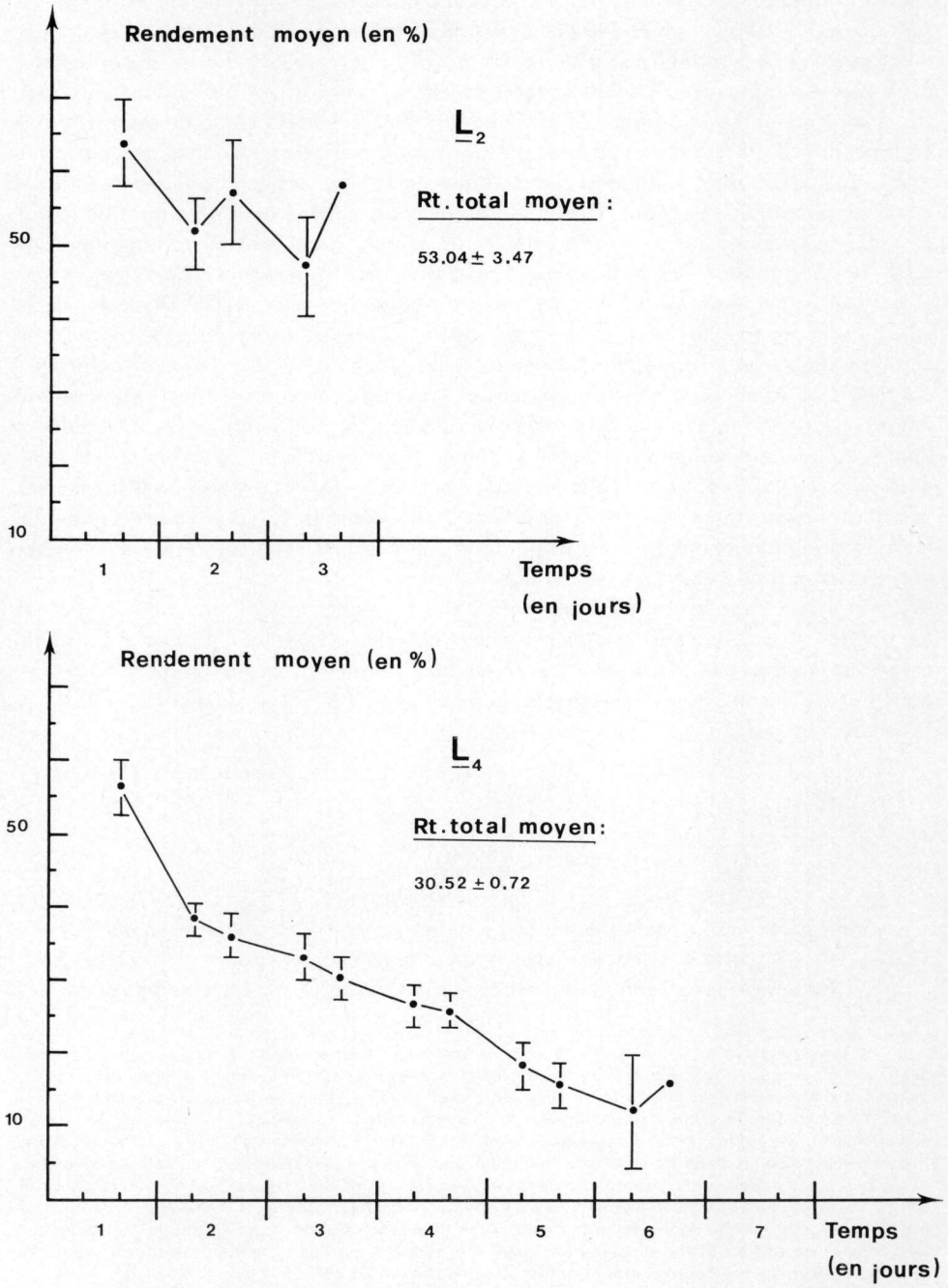


FIG. 8. — *L'évolution du rendement alimentaire des différents stades de la coccinelle* S. undecimnotata *nourris à l'aide de femelles aptères du puceron* M. persicae. (Ce rendement est défini par le rapport, multiplié par 100, du poids de la larve à la quantité consommée correspondante, unité en mg.)

consommation larvaire totale. Exprimées en nombre moyen de pucerons ingérés, les consommations moyennes par stade deviennent, dans un ordre chronologique : 4,23 proies ; 7,60 proies ; 22,340 proies et 158,83 proies. Pour assurer son développement larvaire la coccinelle S. *undecimnotata* doit ingérer 98,34 mg de pucerons soit cent quatre-vingt-treize femelles aptères.

L'expression de la consommation sous forme cumulée et l'étude de ses variations en fonction du poids des larves nous ont permis de mettre en évidence, pour chaque stade, une corrélation linéaire entre ces deux quantités. Ces relations montrent que, dans nos conditions, le rapport consommation-poids est une constante dont la valeur caractérise le stade. A partir de cette observation, il est possible d'imaginer une méthode d'estimation de la consommation basée sur la mesure du poids des larves et dont le principe serait le suivant : Pour un poids quelconque (Pi) d'une larve, la consommation résulte de l'addition de deux quantités. La première correspond à la somme des consommations moyennes des stades antérieurs à celui déterminé par (Pi). Ces valeurs ont été établies dans ce travail. La seconde est la consommation effectuée au sein du stade considéré, pour atteindre le poids (Pi). Elle est calculée à l'aide des relations linéaires précédemment décrites. Dans un prochain travail, nous essayerons d'appliquer cette méthode à un lot de larves élevées dans les mêmes conditions expérimentales. Nous pourrons alors comparer, pour chaque individu, la consommation réelle à la consommation estimée par cette technique et mesurer l'erreur commise dans cette estimation.

Alors que chez la larve de premier stade le rendement alimentaire croît, chez les trois derniers stades il diminue au cours du temps, la valeur initiale étant nettement supérieure aux suivantes. Le rendement alimentaire moyen par stade est, dans l'ordre chronologique du développement : 43,95 p. 100 ; 53,04 p. 100 ; 45,12 p. 100 et 30,52 p. 100.

Reçu pour publication en septembre 1977.

Summary

Study of the host-predator relationships : Absorption and utilization of an aphid, Myzus persicae *Sulz. by the different larval instars of the Coccinella* Semiadalia undecimnotata *Schn.* (Col. Coccinellidae)

The food requirements of the different larval instars of the coccinella *Semiadalia undecimnotata* Schn. were demonstrated by giving to the larvae a known number and weight of apterous females of the aphid *Myzus persicae* Sulz. and by calculating every half day the number (and weight) of ingested hosts. This method allowed us to state the weight characteristics (mean weight at moult time, maximum mean weight, weight loss before moult and so on..) of the four larval instars, of the motionless stages (mean weight loss in fixed aged larvae, nymphs) and of the young imagos. The variations in time of the twice-daily occuring consumption were followed for each stage. A food balance could be made for each of them and also for the whole larval development. The evolution of the consumption according to the weight can be represented for each stage by linear relationships. Although the alimentary yield varies according to the stage and to time, this observation led us to suppose that it would be possible to estimate the consumption of a larva by measuring its weight.

Références bibliographiques

BALDUF W. V., 1935. The bionomics of entomophagous *Coleoptera*. *John. S. Swift Co. Inc., St. Louis, Mo.*

BANKS C. J., 1975. The behaviour of individual coccinellid larvae on plants. *Brit. J. Anim. Behav.*, **50**, 12-24.

BAILEY C. G., 1976. A quantitative study of consumption and utilisation of various diet in the Bertha army worm *Mamestra configurata* (*Lep. Noctuidae*). *Can. Entomol.*, **108,** 1319-1326.

BLACKMAN R. L., 1967. The effects of different aphid foods on *Adalia bipunctata* L. and *Coccinella septempunctata* L. *Ann. Appl. Biol.*, **59,** 207-219.

BEHRENDT K., 1966. Population dynamics of *Aphis fabae* Scop. and the influence of *Coccinellidae*. *In Ecology of aphidophagous insects. Proc. Symposium, Liblice* (1965), 259-262 (Ed. I. Hodek).

BOMBOSCH, S., TOKMAKOGLU O., 1966. The efficiency of aphidophagous insects in control of *Aphis fabae* Scop. *In Ecology of aphidophagous insects Proc. Symposium, Liblice* (1965), 271-273 (Ed. I. Hodek).

BODENHEIMER F. S., KLEIN H. Z., 1936. The ecology of *Coccinella septempunctata* L. in Palestine. *Teva wa'arez*, **4,** 113-122.

DIXON A. F. G., 1958. The escape responses shown by certain aphids in the presence of the coccinellid *Adalia* 10 *punctata* L. *Trans. R. entomol. Soc. Lond.*, **110,** 318-334.

FLESCHNER C. A., 1950. Studies on searching capacity of the larvae of three predators of the Citrus red mite. *Hilgardia*, **20,** 233-265.

GALECKA B., 1966. The effectiviness of predators in control of *Aphis nasturtii* Kalt. and *Aphis frangulae* Kalt. on potatoes. *In Ecology of Aphidophagous insects. Proc. Symposium, Liblice* (1965), 255-258 (Ed. I. Hodek).

GAWANDE R. B., 1966. Effect of constant and alternating temperatures on feeding and development of *Chilomenes sexmaculata* F. B. *In Ecology of Aphidophagous Insects. Proc. Symposium, Liblice* (1965), 63-67 (Ed. I. Hodek).

HAWKES O. A. M., 1920. Observations of the life, history, biology and genetics of the lady bird beetle *Adalia bipunctata. Proc. Zool. Soc. Lond.*, **427,** 475-490.

HODEK I., 1967. Bionomics and ecology of predaceous *Coccinellidae*. *Ann. Rev. Entomol.* **12,** 79-104.

KUCHLEIN J. H., 1966. Some aspects of the prey-predator relation. *In Ecology of Aphidophagous insects. Proc. Symposium, Liblice*'(1965), 237-242 (Ed. I. Hodek).

MALYK S. M. R., ROBINSON A. G., 1971. A study of the voracity, fecundity and developmenta, rates of some commonlady beetle predators of aphids on cereal crops in Manitoba. *Manit, Entomol.*, **5,** 89-91.

NIELSON M. V., CURRIE W. E., 1960. Biology of the convergent lady beetle when fed a spotted Alfafa aphid diet. *J. Econ. Entomol.*, **53,** 257-259.

NIEMCZK E., 1966. Food ecology of *Psallus ambiguus* Fall. (*Heteroptera : Miridae*). *In Ecology o Aphidophagous Insects. Proc. Symposium, Liblice* (1965), p. 69 (Ed. I. Hodek).

SMITH B. C., 1965*a*. Differences in *Anastis mali* Auct. and *Coleomegilla maculata lengi* Timb. to change in the quality and quantity of the larval food (*Col. Coccinellidae*). *Can. Entomol.*, **97, 11,** 1159-1165.

SMITH B. C., 1966. Effect of food on some aphidophagous *Coccinellidae*. *In Ecology of aphidophagous insect. Proc. Symposium, Liblice* (1965), 75-81 (Ed. I. Hodek).

TREPANIER-BLAIS N., 1972. Etude quantitative et qualitative des besoins alimentaires chez un prédateur aphidiphage : *Adonia undecimnotata* Schn. (*Col. Coccinellidae*), *Thèse* (*Nice*), 146 p.

TURNBULL A. L., 1962. Quantitative studies of the food of *Linyphia triangularis* Clerck. (*Aranea, Linyphiidae*). *Can. Entomol.*, **94,** 1233-1249.

VAN EDMDEN H. F., 1966. The effectiviness of aphidophagous insects in reducing aphids. *In Ecology of aphidophagous insects. Proc. Symposium Liblice* (1965), 227-235 (Ed. I. Hodek).

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (4), 693-708.

Sur une possibilité d'estimer l'action prédatrice des larves de la Coccinelle Aphidiphage *Semiadalia* 11 *notata* Schn. (Col. *Coccinellidae*) grâce à la connaissance de leur évolution pondérale

A. FERRAN et M. M. LARROQUE

Station de Zoologie et de Lutte biologique,
Centre de Recherches d'Antibes,
06602 *Antibes*

Résumé

Après avoir mis en évidence l'existence, au niveau de chaque stade larvaire, de relations linéaires entre la consommation alimentaire cumulée et le poids corporel, nous avions supposé, dans un travail antérieur, qu'il était possible de déterminer, pour une larve de stade connu, mais d'âge inconnu, la quantité (en mg) de pucerons qui lui est nécessaire pour atteindre un poids quelconque par la simple mesure de ce poids et par l'application de ces relations mathématiques. Pour vérifier cette hypothèse, vingt larves ont été élevées jusqu'à l'état adulte dans des conditions identiques à celles de l'essai précédent. Grâce aux résultats obtenus, nous avons pu comparer, pour chaque individu et pour chaque poids, la consommation réelle (Cr) à la consommation estimée (Ce) calculée à partir de ces relations. La différence entre ces deux valeurs est mesurée à l'aide de l'erreur relative commise ($Cr-Ce/Cr \times 100$). Nous avons constaté que la plupart des estimations sont faites avec des erreurs relatives inférieures à 20 p. 100 et que leur précision augmente en fonction du degré de développement.

Il nous a été également possible d'établir un certain nombre de relations linéaires qui permettent, à partir du poids des stades immobiles (larve âgée fixée, nymphe) et de l'adulte, d'estimer la consommation totale des larves dont ils proviennent. Dans ce cas aussi, les erreurs relatives sont inférieures à 20 p. 100. La possibilité d'utiliser ces relations pour connaître l'efficacité prédatrice de ces auxiliaires est discutée dans le texte.

1. — Introduction

Dans un travail antérieur (Ferran et Larroque, 1977), nous avons mis en évidence, au niveau de chaque stade larvaire de la coccinelle *Semiadalia undecimnotata* Schn., une relation linéaire entre la consommation cumulée (exprimée en mg ou en nombre de pucerons ingérés) et le poids frais correspondant de la larve (voir Tabl. 1). Ces relations linéaires impliquent l'existence pour chaque stade, d'un rapport constant entre la consommation et le poids, rapport qui est égal à la pente dans l'équation des droites. En fonction de ces résultats, nous avons pensé qu'il était possible d'estimer la quantité consommée par une larve en mesurant son poids et en appliquant la relation correspondante. Pour vérifier cette hypothèse, nous avons élevé, en laboratoire, un certain nombre de larves jusqu'à l'état adulte et nous avons noté

TABLEAU 1

Relations linéaires existant, pour chaque stade larvaire entre la consommation alimentaire et le poids frais du prédateur, cette consommation étant exprimée soit en nombre, soit en poids de pucerons ingérés

Stade de la Coccinelle	Relations linéaires entre la consommation quotidienne cumulée et le poids correspondant des larves lorsque celle-ci est exprimée en :	
	Nombre de pucerons ingérés (N)	Poids (en mg) de pucerons ingérés (P)
L1	C = 6,99 N — 1.12 (r = 0,999)	(1) C = 2,369 P — 0.375 (r = 0,999)
L2	C = 4,74 N — 3.41 (r = 0,997)	(2) C = 1,79 P — 1.27 (r = 0,995)
L3	C = 4,85 N — 10,70 (r = 0,994)	(3) C = 2,26 P — 4.95 (r = 0,994)
L4	C = 6,06 N — 52,69 (r = 0,993)	(4) C = 3,18 P — 27,82 (r = 0,993)

(r = est le coefficient de corrélation), Ferran, Larroque, 1977.

leur poids et leur consommation réelle (Cr). Pour chaque poids atteint par ces larves, cette consommation a été comparée à la consommation cumulée estimée (Ce) à partir des formules précédentes.

2. — Protocole expérimental

Vingt larves du premier stade nouvellement écloses ont reçu, deux fois par jour, jusqu'à l'état adulte, un poids connu de femelles aptères du puceron *Myzus persicae* Sulz. A l'issue de chaque intervalle de temps, le comptage et la pesée des hôtes restants permettent de calculer la quantité ingérée correspondante ; la pesée des larves donne le gain de poids pendant ce laps de temps.

La technique expérimentale est voisine de celle utilisée dans le travail précédent. Nous allons en rappeler les points essentiels et insister sur les modifications qui lui ont été apportées.

Les larves sont élevées, en permanence, dans des boîtes en plastique transparent (⌀ : 3 cm, h : 1 cm) dont le couvercle est partiellement grillagé. Par demi-journée, chaque individu reçoit un nombre constant d'hôtes :

— Larves du premier (L1) et du deuxième (L2) stade
  vingt pucerons le jour,
  vingt pucerons la nuit.

— Larves du troisième stade
  vingt pucerons le jour,
  trente pucerons la nuit.

— Larves du quatrième stade
  trente pucerons le jour,
  quarante pucerons la nuit.

L'essai a été réalisé dans les conditions ambiantes suivantes : température 20 °C (± 1 °C), H.R. : 60-70 p. 100, photopériode comportant 16 h d'éclairement.

Alors que dans le travail précédent, la consommation de chaque stade avait été étudiée avec des individus différents, isolés peu avant la mue et soumis à un jeûne passager jusqu'à la mise en expérience, ici ce sont les mêmes individus qui sont maintenus en élevage depuis l'éclosion larvaire jusqu'au stade préimaginal ou imaginal. Dans l'un et l'autre cas, on utilise la même nourriture constituée de femelles aptères de *M. persicae* Sulz. Toutefois, dans cette dernière expérience, ces proies qui sont élevées dans les mêmes conditions que précédemment mise à part la température (15 °C au lieu de 20 °C), sont légèrement plus grosses, le gain de poids étant de l'ordre de 0,30 mg.

3. — Critères et modalité de calcul des consommations

Compte-tenu de cette différence de poids entre les femelles aptères des deux souches de puceron, les consommations sont exprimées, uniquement en mg de pucerons ingérés. Cette quantité est calculée pour chaque larve et à l'issue de chaque intervalle de temps, en divisant le poids frais total du lot de pucerons qu'elle reçoit par le nombre d'individus constituant ce lot. Cette valeur qui correspond au poids moyen d'une femelle aptère de ce lot, est diminuée, une première fois, d'une quantité (en mg) qui tient compte du pourcentage d'utilisation de l'hôte, une deuxième fois, d'une quantité (en mg) qui est la perte moyenne de poids par déshydratation au cours de la période considérée. La valeur finale multipliée par le nombre de pucerons ingérés donne la consommation bi-quotidienne et par simple addition, la consommation cumulée.

Les modalités de calcul du pourcentage d'utilisation de la proie et de sa perte moyenne de poids par déshydratation sont détaillées dans la note précédente (Ferran, Larroque, 1977).

Pour chaque larve, *la consommation cumulée réelle* (Cr) qui est nécessaire pour parvenir au poids Pi mesuré, est calculée directement à partir des résultats. Pour les larves de premier stade elle est donnée par la somme des consommations bi-quotidiennes jusqu'au poids considéré. Si le poids Pi correspond à une larve de dernier stade par exemple, Cr est égal à la somme des consommations réelles totales des trois premiers stades auxquelles s'ajoute la consommation réelle qui a été faite par la larve de dernier stade pour parvenir au poids Pi. Dans la note précédente (Ferran-Larroque, 1977) nous avons signalé qu'un certain nombre de larves de dernier stade, par opposition aux stades antérieurs, sont capables de s'alimenter bien qu'elles soient dans la phase de décroissance pondérale qui précède leur fixation. Nous avons tenu compte de cette éventualité dans le calcul des consommations réelles.

Pour la larve de premier stade, *la consommation cumulée estimée* (Ce) jusqu'au poids Pi est calculée directement en appliquant la formule $Ce = 2{,}369 \times Pi - 0{,}375$ (tabl. 2). Pour les autres stades, Ce résulte de l'addition de deux quantités : la première correspond à la somme des consommations totales moyennes (Cm) des stades antérieurs à celui auquel se trouve la larve. Ces dernières ont été déterminées dans le travail précédent, soit 1,379 mg pour la L1, 4,336 mg pour l'ensemble des deux premiers stades, 15,835 mg pour l'ensemble des trois premiers stades. La deuxième quantité est l'estimation à l'aide de la formule correspondante de la consommation (Ci) nécessaire à la larve pour atteindre le poids Pi au sein du stade considéré ((tabl. 2).

Il est très facile de connaître le stade d'une coccinelle à partir de son poids car le poids est en lui-même un excellent facteur de discrimination. Dans l'ordre chronolo-

TABLEAU 2

Description des formules mathématiques qu'il faut utiliser au niveau de chaque stade, pour estimer la consommation (en mg) qui est nécessaire à une larve pour atteindre un poids quelconque Pi

Stade de la Coccinelle	Procédé de calcul de la consommation estimée (Ce) pour un poids connu (Pi) de la larve
L1	CE = 2,369 Pi — 0,375
L2	CE = ΣCm* en L1 (1,379 mg) + Ci = 1,79 Pi — 1,27
L3	CE = ΣCm en L1, L2 (4,336 mg) + Ci = 2,26 Pi — 4,95
L4	CE = ΣCm en L1, L2 et L3 (15,835 mg) + Ci = 3,18 Pi — 27,82

* Cm : Consommation totale moyenne pour l'ensemble du stade. Ces valeurs ont été déterminées dans uh travail antérieur : 1,379 mg pour la L1 ; 4,335 mg pour les deux premiers stades ; 15,835 mg pour les trois premiers stades.

gique des stades, le poids d'un individu varie dans les intervalles : 0,140 mg-0,699 mg ; 0,684 mg-2,26 mg ; 2,20 mg-7,71 mg ; 7,26 mg-32,02 mg. La première valeur correspond au poids moyen à la mue (ou à l'éclosion pour les larves de premier stade), la seconde, au poids maximum moyen atteint à la fin du stade correspondant. L'ambiguïté qui pourrait résulter de la possibilité de trouver, au moment des mues, des larves de même poids qui sont sur le point de muer ou qui viennent de le faire, est supprimée par un ensemble de critères morphologiques (forme de la capsule céphalique et du corps, couleur) et par la mobilité des individus.

Pour chaque larve et pour chaque poids atteint, la différence entre la consommation réelle (Cr) et la consommation estimée (Ce) est appréciée à l'aide de l'erreur relative commise :

$$\frac{Cr - Ce}{Cr} \times 100.$$

4. — Résultats

4.1. — *Résultats généraux* (tabl. 3)

Les consommations moyennes par stade, exprimées en nombre de pucerons ingérés, sont inférieures à celles de l'essai précédent (Ferran-Larroque, 1977). En particulier, les larves de dernier stade (L4) ont ingéré, en moyenne, cent trente-huit femelles aptères contre cent cinquante-huit dans le travail précédent. Cette diminution du nombre total de proies consommées qui se traduit, au niveau de l'ensemble du développement larvaire, par une différence de vingt-huit pucerons semble en rapport avec le fait que les vingt larves ont été nourries à l'aide de pucerons plus gros.

Les consommations totales par stade exprimées en mg de pucerons ingérés sont également plus faibles par rapport à l'essai précédent pour les trois premiers stades. Au dernier stade larvaire (L4), les vingt larves ont nettement moins consommé que les larves correspondantes de l'essai précédent. La différence (9 mg) se retrouve au niveau du bilan pour l'ensemble du développement larvaire (89 mg dans cet essai ; 98 mg dans l'étude antérieure).

TABLEAU 3

Principaux critères d'alimentation obtenus à partir de vingt larves néonates de la coccinelle S. undecimnotata *nourries jusqu'au stade imaginal à l'aide de femelles aptères du puceron* M. persicae

Critères	Stades larvaires de la Coccinelle				Bilan général
	L1	L2	L3	L4	
Nombre moyen de pucerons consommés	2,950 ± 0,274	6,850 ± 0,188	22,95 ± 1,80	135,30 ± 5,32	168,40 ± 6,24
Quantité moyenne (en mg) de pucerons consommés	1,100 ± 0,106	3,165 ± 0,270	11,449 ± 0,692	73,701 ± 3,320	89,41 ± 3,92
Rendement moyen (en p. 100)	42,60 ± 3,03	44,53 ± 2,78	43,19 ± 2,11	33,516 ± 0,330	35,45 ± 1,36

Il est possible que l'augmentation de la consommation totale par stade résulte dans l'essai précédent de la période de jeûne subie par les larves au moment de leur sélection.

Les rendements alimentaires moyens par stade sont très voisins d'un essai à l'autre exception faite de celui des larves de deuxième stade qui passe de 53 p. 100 dans le premier essai à 44 p. 100 dans celui-ci.

4.2. — *Estimations des consommations au niveau des différents stades*

A partir de chaque poids (Pi) atteint par chacune des vingt larves à l'issue des différents relevés biquotidiens, nous avons comparé la consommation réelle (Cr) et la consommation estimée (Ce) à l'aide de l'erreur relative (Er) commise.

Dans le cas des larves de premier stade (tabl. 4), 77 p. 100 des estimations de la consommation en fonction du poids sont à l'origine d'erreurs relatives inférieures à 20 p. 100, 10 p. 100 de ces estimations se traduisent par des erreurs relatives comprises entre 20 p. 100 et 30 p. 100, 13 p. 100 d'entre elles donnant des erreurs relatives supérieures à 30 p. 100, pouvant atteindre 50 à 70 p. 100. Ces écarts importants des estimations sont toujours faits à l'issue du premier ou du deuxième contrôle et semblent plus ou moins liés au retard de la première prise alimentaire. Les estimations sont faites par excès ou par défaut, ces deux sens s'équilibrant pour l'ensemble des valeurs.

La larve de deuxième stade donne des valeurs voisines des précédentes (tabl. 4) : 73 p. 100 des estimations induisent des erreurs relatives inférieures à 20 p. 100, 22 p. 100 des erreurs relatives comprises entre 20 p. 100 et 30 p. 100, 4 p. 100 seulement, des erreurs relatives situées entre 30 p. 100 et 40 p. 100. A la différence des jeunes larves (L1), les mauvaises estimations ($|\ Er\ | > 20$ p. 100) ne sont pas localisées à un moment précis dans le déroulement du stade mais proviennent de quelques larves qui, tout au long de cette période larvaire sont à l'origine d'erreurs relatives élevées. Il faut noter que ces individus abérrants ont donné des estimations correctes aux stades ultérieurs et qu'ils sont parvenus au stade adulte. En rapport probablement avec la dimi-

TABLEAU 4

Variations en fonction du stade, du nombre de cas où les estimations de la consommation cumulée (Ce) *calculée à partir du poids* Pi *atteint par les larves et en appliquant la formule correspondante, donnent, par comparaison avec la consommation cumulée réelle* (Cr), *des erreurs relatives* $\left(\frac{Cr-Ce}{Cr} \times 100\right)$ *comprises dans les intervalles ci-dessus*

Valeur absolue de l'erreur relative (Er)	Variations en fonction du stade du nombre d'estimations dont l'erreur relative est comprise entre ces valeurs			
	L1	L2	L3	L4
[0 p. 100-10 p. 100[.....	29(37,18 p. 100) (1)	26(34,21 p. 100)	51(59,30 p. 100)	57(64,77 p. 100)
[10 p. 100-20 p. 100[.....	31(39,74 p. 100)	30(39,47 p. 100)	26(30,23 p. 100)	20(22,73 p. 100)
Total [0 p. 100-20 p. 100[.....	60(76,92 p. 100)	56(73,68 p. 100)	77(89,53 p. 100)	77(87,50 p. 100)
[20 p. 100-30 p. 100[.....	8(10,26 p. 100)	17(22,37 p. 100)	9*(10,46 p. 100) * inférieure à 25 p. 100	11(12,50 p. 100) inférieure à 25 p. 100
Supérieur à 30 p. 100	10(12,82 p. 100)	3*(3,95 p. 100) inférieur à 40 p. 100	—	—
|Erreur relative| moyenne ...	12,51 p. 100 ± 1,57 p. 100 (2)	14,72 p. 100 ± 1,28 p. 100	10,23 p. 100 ± 1,54 p. 100	9,65 p. 100 ± 1,57 p. 100
Nombre total d'estimations ...	78	76	86	88

(1) P. 100. Le nombre de cas est exprimé en pourcentage par rapport au nombre total d'estimations par stade.
(2) Dans le calcul de l'erreur relative moyenne, au niveau du premier stade seulement nous n'avons pas utilisé les Er supérieures à 30 p. 100.
[0 p. 100 : valeur incluse, 10 p. 100 [: valeur exclue de l'intervalle considéré.

nution du rendement alimentaire moyen de ce stade par rapport à l'essai précédent (Ferran-Larroque, 1977), les estimations de la consommation sont, dans la majorité des cas, inférieures à la consommation réelle correspondante (estimation par défaut).

Les larves de troisième stade se caractérisent par une amélioration très nette de la précision des estimations (tabl. 4). En effet, 89 p. 100 des estimations se traduisent par des erreurs relatives inférieures à 20 p. 100, toutes les autres étant inférieures à 25 p. 100.

Chez la larve de dernier stade (tabl. 4) 64,77 p. 100 des estimations correspondent à des erreurs relatives inférieures à 10 p. 100 et 87,50 p. 100 à des erreurs relatives inférieures à 20 p. 100. Toutes les erreurs relatives comprises entre 20 p. 100 et 25 p. 100 proviennent des mesures faites à l'issue de la première journée et paraissent être imputables à l'hétérogénéité du poids des larves au moment de la mue.

Nous avons signalé, dans le travail précédent (Ferran-Larroque, 1977) que les larves atteignent, pour un stade considéré, un poids maximal (PM) au-delà duquel elles maigrissent en raison de l'absence de prise alimentaire. Par conséquent, au cours de chaque stade, à un poids Pi quelconque peut correspondre deux types de larves, soit des individus qui consomment et qui sont en phase de croissance pondérale, soit des individus qui ont cessé de s'alimenter et qui s'amaigrissent. L'estimation de la consommation à partir de Pi sera exacte dans le premier cas mais donnera des valeurs systématiquement inférieures à la réalité dans le second cas car elle aurait dû être calculée à partir du poids maximum (PM) et non de Pi.

Il est donc intéressant de déterminer l'erreur commise lorsque l'on considère des poids situés dans la période d'amaigrissement et qu'on leur applique la technique précédente d'estimation de la consommation.

En fait, ce problème n'a pas tellement d'importance car les larves qui ont cessé de s'alimenter sont faciles à reconnaître. Elles sont grosses, de couleur grise, leurs segments abdominaux sont rétractés et leur mobilité est très faible. Compte-tenu de ces critères morphologiques, il est possible de savoir si la larve a cessé de s'alimenter. Dans ce cas, on peut, connaissant la perte moyenne de poids à la fin de chaque stade, retrouver approximativement le poids maximal et par conséquent estimer la consommation.

Pour les larves de premier, deuxième et troisième stade, la perte moyenne de poids pendant la phase d'amaigrissement est respectivement de 0,05 mg, 0,08 mg et 0,141 mg. Les consommations correspondantes calculées à partir du rendement moyen par stade sont, dans le même ordre, 0,11 mg, 0,15 mg et 0,31 mg. Ces valeurs qui représentent les erreurs maximales d'estimation de la biomasse ingérée, sont négligeables par rapport aux consommations réelles à la fin de ces stades (1,379 mg, 2,957 mg et 11, 499 mg).

Par contre, pour les larves de dernier stade, la perte moyenne de poids entre le poids maximal et le poids au moment de la fixation par le pseudopode anal est de 3,40 mg ($\pm$ 0,30 mg) ce qui correspond, compte tenu du rendement alimentaire moyen de ce stade (30,52 p. 100), à une consommation de 11,47 mg, quantité non négligeable par rapport à la consommation moyenne totale de ce stade (82,522 mg).

Pour les larves dont le poids acquis se situe entre le poids maximum (PM) et le poids minimum requis pour que la fixation ait lieu (26 mg) nous avons essayé de compenser l'erreur d'estimation de la consommation alimentaire liée à la perte de poids en faisant appel au raisonnement suivant : au moment où la larve atteint son poids

maximum, le calcul de la consommation durant le 4° stade répond à la formule figurant dans le tableau 2 soit :

$$Ci = 3{,}18\ Pi - 27{,}82.$$

Pour la larve prête à se fixer, qui a alors perdu 3,40 mg par rapport à son poids maximum, le calcul de la consommation doit intégrer dans la formule précédente cette perte de poids soit :

$$Ci = 3{,}18(Pi + 3{,}40) - 27{,}82.$$

Pour l'ensemble des larves qui se trouvent entre ces deux situations extrêmes, la consommation estimée au stade L4, peut en moyenne s'exprimer par la formule intermédiaire suivante :

$$Ci = \frac{(3{,}18\ Pi - 27{,}82) + (3{,}18(Pi + 3{,}40) - 27{,}82)}{2}$$

d'où

$$Ci = 1{,}59(2\ Pi + 3{,}40) - 27{,}82.$$

Pour les larves dont le poids est supérieur à 26 mg, la consommation Ce qui est égale à 15,835 + Ci, sera reliée au poids par la formule :

$$\begin{aligned} CE &= 1{,}59(2\ Pi + 3{,}40) - 27{,}82 + 15{,}835 \\ CE &= 1{,}59(2\ Pi + 3{,}40) - 11{,}985 \\ CE &= \underline{3{,}18\ Pi - 6{,}58.} \end{aligned} \qquad (5)$$

Lorsque les vingt larves mises en expérience sont parvenues au dernier stade larvaire nous les avons pesées deux fois par jour jusqu'au moment de leur fixation sur le substrat. Pour chaque poids situé pendant la période d'amaigrissement, nous avons comparé la consommation réelle à la consommation estimée, à partir de la formule précédente (5), ceci pour l'ensemble du développement larvaire. Les erreurs relatives commises dans ces estimations (tabl. 5, § 2) sont toutes inférieures à 20 p. 100, 79,49 p. 100 d'entre elles étant inférieures à 10 p. 100.

De même nous avons vérifié que la formule (5) donnait des estimations convenables lorsque le poids mesuré (Pi) est compris entre 26 mg et le poids maximal (tabl. 5, § 1). Dans ce cas, 98,15 p. 100 des estimations de la consommation sont à l'origine d'une erreur relative inférieure à 20 p. 100, 1,85 p. 100 d'entre elles seulement, se traduisant par des erreurs relatives comprises entre 20 p. 100 et 30 p. 100.

Ces résultats étant meilleurs que ceux obtenus à l'aide de la formule initiale (tabl. 4), il est donc préférable d'utiliser l'équation (5) lorsque le poids de larve est supérieur à 26 mg.

4.3. — *Estimation de la consommation pour l'ensemble du développement larvaire à partir du poids des L4 fixées, du poids des nymphes et du poids des adultes*

Le principe de la méthode est le suivant : partant d'un poids mesuré (Pi) d'un stade immobile, nous avons essayé de retrouver le poids maximal (PM) de la larve âgée dont il provient, en tenant compte de l'évolution pondérale moyenne des stades immobiles antérieurs ($\Sigma\ \Delta P$) et de l'évolution moyenne ΔPi du stade considéré. A ce dernier stade, il est en général impossible de situer avec exactitude l'âge de l'individu faute de critères morphologiques précis. Sachant que l'évolution moyenne du poid

TABLEAU 5

Erreurs relatives commises dans l'estimation de la consommation des larves de dernier stade dont le poids est situé dans l'intervalle [26 *mg, poids à la fixation sur un substrat*[

Critères	Valeurs absolues de l'erreur relative (Er)				
	[0 p. 100-10 p. 100[	[10 p. 100-20 p. 100[	[0 p. 100-20 p. 100[(Total)	[20 p. 100-30 p. 100[	Er moyenne
1) *Larves* L4 *en phase de croissance pondérale*					
— Nombre d'estimation dont l'erreur relative est comprise entre ces valeurs.....	26	27	53	1	9,112 p. 100
— Mêmes résultats mais expression en p. 100 par rapport au nombre total d'estimations (54)	48,15 p. 100	50,0 p. 100	98,15 p. 100	1,85 p. 100	± 1,456 p. 100
2) *Larves* L4 *en phase de décroissance pondérale*					
— Nombre d'estimations dont l'erreur relative est comprise entre ces valeurs.....	31	8	39	—	6,282 p. 100
— Mêmes résultats mais expression en p. 100 par rapport au nombre total d'estimations (39)	79,49 p. 100	20,51 p. 100	100 p. 100	—	± 1,278 p. 100

durant l'ensemble du stade est ΔPi et partant du principe que l'âge des individus étudiés au sein du stade est réparti au hasard c'est-à-dire de façon normale, on peut admettre qu'en moyenne, sur un échantillon d'une certaine valeur numérique la perte de poids se situera autour de $\frac{\Delta Pi}{2}$.

A partir de ce raisonnement on peut retrouver le poids maximum atteint au quatrième stade par la formule :

$$PM = Pi + \Sigma \Delta P + \frac{\Delta Pi}{2}.$$

La consommation totale pour l'ensemble du développement larvaire pourra alors être retrouvée à partir de la formule figurant au tableau 2.

$$CE = 15{,}835 + 3{,}18\ PM - 27{,}82$$

$$\underline{CE = 3{,}18 \left(Pi + \Sigma \Delta P + \frac{\Delta Pi}{2}\right) - 11{,}986.}$$

Les larves de dernier stade perdent en moyenne 2,23 mg ($\pm$ 0,243) entre le moment de leur fixation sur un substrat et celui de leur nymphose. Sachant que ces mêmes larves perdent 3,40 mg en moyenne pendant la période d'amaigrissement, le poids maximal de la larve peut être estimé à partir de la relation :

$$PM = Pi + 3{,}40 + \frac{2{,}23}{2}$$

$$= Pi + 4{,}51.$$

La consommation calculée (CE) est alors égale à :

$$CE = 3{,}18(Pi + 4{,}51) - 11{,}986$$

$$\underline{CE = 3{,}18\ Pi + 2{,}35.} \qquad (6)$$

Ayant contrôlé deux fois par jour l'évolution pondérale des vingt larves après leur fixation, il nous a été possible de comparer la consommation totale réelle à la consommation estimée à l'aide de la relation (6). Nous avons constaté que 93,35 p. 100 des estimations sont faites avec une erreur relative inférieure à 20 p. 100 (tabl. 6).

Au cours de la nymphose, la perte de poids, dans nos conditions expérimentales est égale à 4,10 mg ($\pm$ 0,54 mg). En procédant comme dans le cas précédent, on trouve :

$$PM = 3{,}40 + 2{,}23 + \frac{4{,}10}{2} + PN$$

$$= 7{,}65 + PN$$

et

$$CE = (PN + 7{,}65) \times 3{,}18 - 11{,}986$$

$$\underline{CE = 3{,}18\ PN + 12{,}34.} \qquad (7)$$

De la même manière la comparaison de la consommation réelle totale à la consommation estimée par la formule (7), à partir de poids de nymphes d'âge différent, nous a donné des résultats satisfaisants : 97 p. 100 des estimations comportent une erreur relative inférieure à 20 p. 100, 2,74 p. 100 seulement se caractérisent par une erreur relative comprise entre 20 et 25 p. 100 (tabl. 6).

TABLEAU 6

Importance et fréquence de l'erreur relative commise lors de l'estimation de la consommation larvaire totale à partir du poids des stades fixés et des adultes

Stade à partir duquel la consommation a été estimée	Nombre d'estimations	|Er| moyenne	Valeurs absolues de l'erreur relative			
			[0 p. 100-10 p. 100[	[10 p. 100-20 p. 100[	[0 p. 100-20 p. 100[	[20 p. 100-25 p. 100[
L4 immobiles	62	4,183 p. 100	58	4	62	—
		± 0,849 p. 100	93,55 p. 100	6,45 p. 100	100 p. 100	—
Nymphes	73	7,609 p. 100	49	22	71	2
		± 1,762 p. 100	67,12 p. 100	30,14 p. 100	97,26 p. 100	2,74 p. 100
Adultes jeunes (poids frais).....	18	5,93 p. 100	17	1	18	—
		± 2,234 p. 100	94,44 p. 100	5,56 p. 100	100 p. 100	—
Adultes jeunes (poids sec)	18	13,434 p. 100	4	14	18	—
		± 2,593 p. 100	22,22 p. 100	77,78 p. 100	100 p. 100	—

La perte totale moyenne de poids entre le poids maximal (PM) de la larve âgée et celui de l'adulte (PA), mesuré à l'émergence, lorsqu'il a atteint sa couleur définitive, est de 9,80 mg ($\pm$ 0,498) :

De ce fait,

$$PM = PA + 9{,}80 \text{ et } CE = 3{,}18(PA + 9{,}80) - 11{,}986$$
$$\underline{CE = 3{,}18\ PA + 19{,}18.} \qquad (8)$$

Le calcul de la consommation totale des larves à partir du poids frais des adultes qui en sont issus a donné les résultats suivants : 94 p. 100 des estimations se traduisent par une erreur relative inférieure à 10 p. 100, toutes les erreurs étant inférieures à 20 p. 100 (tabl. 6).

Nous avons essayé de généraliser cette méthode d'estimation des besoins alimentaires indispensables au déroulement du développement à des adultes d'âge quelconque. A partir du poids frais d'un imago, on peut, grâce à la corrélation (1) (tabl. 7), connaître son poids sec. Ce dernier permet de calculer le poids maximal sec de la larve âgée (L4) dont l'adulte provient, par application de la corrélation (2). Enfin, la corrélation (3) donne le poids maximal frais (PM) de la L4 à partir de son poids maximal sec. Il suffit alors d'appliquer la relation :

$$CE = 15{,}835 + 3{,}18 \times PM - 27{,}82$$

(tabl. 2) pour avoir, à partir du poids frais de l'adulte, une estimation de la consommation larvaire totale. L'utilisation du poids frais dans ce calcul ne donne pas des résultats aussi précis.

Nous avons vérifié la validité d'un tel mode de calcul de la consommation à l'aide d'imagos issus de vingt larves mises en expérience et dont le poids a été mesuré exclusivement à l'émergence. La comparaison de la consommation larvaire totale à la consommation estimée par cette méthode, se traduit par le fait que toutes les estimations sont accompagnées d'erreurs relatives inférieures à 20 p. 100 (tabl. 6). En dépit des approximations successives liées à l'utilisation des corrélations, il est possible à partir du poids des adultes, d'estimer avec une marge d'erreur acceptable, la quantité totale qu'ils ont ingérée pendant leur vie larvaire.

TABLEAU 7

Corrélations linéaires existant au niveau des caractéristiques pondérales chez les larves et les adultes de la coccinelle S. 11 notata Sch.

1) *Corrélation linéaire entre le poids sec (Ps) et le poids frais (Pf) des adultes*

$\underline{Ps = 0{,}335\ Pf - 0{,}633}$ — r (coefficient de corrélation) = 0,914
— Nombre total d'échantillons = 109
(Les deux sexes étant représentés)

2) *Corrélation linéaire entre le poids sec maximal de la* L4 (PMs) *et le poids sec* (Ps) *de l'adulte*

$\underline{PMs = 0{,}704\ Ps + 2{,}95}$ — r = 0,815
— N = 57

3) *Corrélation linéaire entre* PM *frais* (PMf) *de la* L4 *et son* PM *sec*

$PMs = 0{,}258\ PMf - 0{,}535$* — r = 0,976
— N = 1,85

* (Cette formule est valable pour l'ensemble du dernier stade larvaire.)

5. — Conclusions et discussion des résultats

L'existence, au niveau de chaque stade larvaire de la coccinelle *S. 11 notata*, de relations linéaires entre la consommation cumulée et le poids offre la possibilité d'estimer la quantité d'aliments (en mg) que doit ingérer une larve pour atteindre un poids Pi quelconque par la simple mesure de ce poids. Pour vérifier cette hypothèse vingt jeunes larves ont été élevées jusqu'à l'état adulte en présence de femelles aptères du puceron *M. persicae*. Pendant toute la durée du développement, leur consommation et leur poids ont été déterminés deux fois par jour.

Pour chaque poids (Pi) atteint par chaque larve, nous avons comparé la consommation réelle expérimentale (Cr) nécessaire à l'obtention de ce poids à la consommation estimée (CE) à l'aide des relations linéaires. Le critère de comparaison entre ces deux quantités est l'erreur relative | Er | commise dans l'estimation :

$$Er = \frac{Cr - Ce}{Cr} \times 100.$$

Comme chaque stade larvaire est caractérisé par une relation « Consommation-Poids » différente, le choix de l'une d'entre elles dépend de la valeur du poids mesuré, le poids étant un excellent critère de séparation des stades. Dans les cas douteux, au moment des mues par exemple, un ensemble d'observations morphologiques permet, sans possibilité de se tromper, de reconnaître le stade et, par conséquent de retenir la formule convenable.

Pour un poids quelconque (Pi) d'une larve appartenant à l'un des trois premiers stades, la consommation réelle peut être estimée par les équations suivantes :

$$CE = 2{,}369 \times Pi - 0{,}375 \quad \text{(pour la L1)}$$
$$CE = 1{,}379 + 1{,}79\ Pi - 1{,}27 \quad \text{(pour la L2)}$$
$$CE = 4{,}336 + 2{,}26\ Pi - 4{,}95 \quad \text{(pour la L3).}$$

Pour les larves de dernier stade (L4), deux formules sont proposées en fonction de la position de Pi d'un côté ou de l'autre d'une valeur seuil égale à 26 mg qui correspond au poids minimum que doivent atteindre ces individus pour se fixer sur un substrat puis se nymphoser.

Si

$$Pi < 26 \text{ mg}$$
$$CE = 15{,}835 + 3{,}18\ Pi - 27{,}82 = 3{,}18\ Pi - 11.986$$

Si

$$Pi > 26 \text{ mg}$$
$$CE = 15{,}835 + 1{,}59(2\ Pi + 3{,}40) - 27{,}82$$
$$CE = 3{,}18\ Pi - 6{,}58.$$

Il est également possible d'estimer la consommation nécessaire à l'ensemble du développement larvaire à partir du poids Pi de la larve âgée immobile, de la nymphe et de l'adulte. Une connaissance précise de l'évolution pondérale de ces stades immobiles (ΔP) nous a conduit à définir un certain nombre de caractéristiques gravimétriques qui permettent d'évaluer le poids maximal (PM) des larves de dernier stade dont ils sont issus.

Le poids maximal (PM) est donné par la relation :

$$PM = Pi + \Delta\Sigma P + \frac{\Delta Pi}{2}$$

avec

Pi : poids (mesuré) du stade considéré,
$\Sigma\ \Delta P$: somme des pertes de poids moyennes des stades fixés antérieurs à ce dernier,
$\frac{\Delta Pi}{2}$: évolution pondérale moyenne centrée du stade considéré.

La consommation pour l'ensemble du développement larvaire est donnée par la relation :

$$CE = 15{,}835 + 3{,}18 \left(Pi + \Sigma\ \Delta P + \frac{\Delta Pi}{2}\right) - 27{,}82$$

$$CE = 3{,}18 \left(Pi = \Sigma\ \Delta P + \frac{\Delta Pi}{2}\right) - 11{,}986.$$

Lorsque les estimations portent sur les stades larvaires actifs, 73 p. 100 à 89 p. 100 d'entre elles sont faites avec des erreurs relatives inférieures à 20 p. 100. Les estimations les moins précises ont été obtenues au niveau des deux premiers stades. Ces larves sont assez difficiles à peser et la détermination de leur consommation peut être à l'origine d'artefacts liés à leur comportement de prise alimentaire qui comprend uniquement une phase d'exodigestion. Toutefois, leur consommation est très faible par rapport aux besoins pour l'ensemble du développement larvaire (6 p. 100 environ).

Par contre, les larves de troisième et de quatrième stade qui couvrent respectivement 11,6 p. 100 et 82,3 p. 100 des besoins alimentaires totaux, sont à l'origine d'estimations nettement plus précises puisque 89 p. 100 et 87 p. 100 d'entre elles se traduisent par des erreurs relatives inférieures à 20 p. 100. Les estimations de la consommation larvaire totale à partir du poids des stades immobiles sont encore plus précises : d'une manière générale toutes les erreurs relatives sont inférieures à 20 p. 100.

L'utilisation de cette méthode pour mesurer l'efficacité prédatrice de cette coccinelle dans le milieu naturel soulève un certain nombre de problèmes.

On peut se demander si des estimations qui se traduisent par des erreurs relatives comprises entre 0 p. 100 et 20 p. 100, sont suffisamment rigoureuses pour apprécier le rôle d'un auxiliaire. D'un point de vue strictement statistique, certaines erreurs relatives paraissent assez élevées. Dans la pratique, la valeur de cette méthode ne peut être éprouvée que par comparaison avec une autre technique d'estimation de la prédation, la dynamique des populations aphidiennes par exemple. Cette méthode a été élaborée à partir de résultats obtenus au laboratoire, dans des conditions très strictes d'alimentation et de milieu. Avant d'envisager son utilisation pratique, il est indispensable de connaître l'influence des composantes de cet environnement sur le rapport consommation-poids et sur les différentes caractéristiques gravimétriques intervenant dans les formules précédentes.

Dans le groupe des coccinelles, la consommation alimentaire et l'évolution pondérale des larves ont été souvent étudiées ainsi que leurs modifications en fonction du milieu. Toutefois, il ne semble pas que le rapport consommation-poids ait été pris en considération.

Dans le milieu naturel, le manque de synchronisme spatial entre ces deux antagonistes peut amener le prédateur à supporter des périodes de jeûne plus ou moins longues qui risquent d'altérer les corrélations linéaires. Smith (1965) a montré que l'absence temporaire d'alimentation se traduit par une augmentation de la durée du développement et entraîne une diminution du poids des adultes à l'éclosion.

Parmi tous les facteurs susceptibles de modifier ce rapport consommation-poids, l'espèce aphidienne et même par son intermédiaire, le végétal (Hodek, 1959) est probablement le plus important. Le travail le plus précis sur ce sujet a été réalisé par Blackman (1967). Lorsque la Coccinelle *Adalia bipunctata* L. est mise en présence d'un puceron qualitativement peu convenable, son développement larvaire se ralentit et sa consommation alimentaire diminue. Cette réduction de la consommation résulte d'une augmentation du temps nécessaire à l'ingestion de cette proie et d'une mauvaise utilisation de chaque hôte, la phase d'exodigestion étant supprimée dans le comportement de prise de nourriture.

Dans les conditions naturelles les larves de coccinelle ont la possibilité de consommer les différents stades de l'hôte bien que le rapport de taille entre la proie et le prédateur, une différence de mobilité ou des réactions de défense plus ou moins marquées, puissent les conduire à une certaine sélection. Comme la composition biochimique de l'hôte, donc sa valeur alimentaire varie au cours du développement (Ferran non publié), il est possible que l'âge de l'hôte agisse sur le rapport consommation-poids. Cette éventualité ne semble pas avoir été envisagée à ce jour.

Le nombre de proies dont dispose une larve modifie également sa vitesse de développement et sa croissance pondérale (Smith, 1965-1966). Way (1966) et Hodek (1967) ont montré qu'en présence d'un excès de nourriture, les larves de certaines coccinelles sont capables de tuer un nombre de pucerons supérieur à leurs besoins réels. Nous avons constaté chez *S. undecimnotata* que tous les pucerons saisis par les larves sont utilisés bien que leur nombre ait toujours été supérieur aux besoins du prédateur.

La température agit sur le poids des larves et sur leur consommation alimentaire. En particulier, les températures alternées ont une action très favorables si la phase froide est suffisamment longue (Niemcz, 1966 ; Gawande, 1966 ; Hodek, 1967). Ce dernier auteur a montré qu'une augmentation de la température stimule la prise alimentaire quotidienne mais ne modifie pratiquement pas la consommation totale. Compte-tenu du fait que les mues semblent intervenir lorsque les larves atteignent un certain poids moyen, on peut se demander, en fonction de la remarque précédente, si le rapport consommation-poids au niveau de chaque stade n'est pas indépendant de la température, seule la durée des stades étant modifiée par l'influence de ce facteur abiotique.

L'humidité relative peut, dans certaines conditions, conduire les larves déshydratées à consommer un plus grand nombre de proies. En conséquence, son action sur la consommation alimentaire du prédateur dépend de la température et de la densité en hôtes (Weismann, 1971).

Nous n'avons pas trouvé d'information concernant l'effet de la photopériode sur la consommation et l'évolution pondérale des larves. Dans notre cas, il semblerait que ce facteur soit négligeable, les larves consommant les proies d'une manière régulière durant tout le nycthémère.

L'étude précise de ces différents facteurs, nous permettra de vérifier si les relations linéaires entre la consommation et le poids ne sont applicables qu'au niveau du

laboratoire c'est-à-dire dans des conditions de milieu constantes ou si elles peuvent être également utilisées dans les conditions naturelles, pour estimer l'efficacité prédatrice de cette coccinelle.

Reçu pour publication en septembre 1977.

Summary

How to estimate the predatory effect of the larvae of the aphidophagous coccinella Semiadalia 11 notata Schn. (*Col.* Coccinellidae) *by knowing the evolution of their weight*

Having stated the existence at each larval instar of linear relationships between the cumulated food consumption and the body weight, we supposed in a previous work that it was possible to determine for a larva at a given instar, but of unknown age, the amount (in mg) of aphids necessary for it to reach some weight, only by measuring this weight and applying these mathematical relationships. As to check this hypothesis, twenty larvae were reared up to imaginal stage under the same conditions as in the previous experiment. Knowing these results we were able to compare for each individual and weight the actual consumption (Cr) with the estimated consumption (Ce) calculated from these relationships. The difference between these two values is measured through the relative error made (Cr-Ce/Cr $\times$ 100). We noted that most estimations were made with relative errors inferior to 20 p. 100 and that their accuracy increased according to the development stage.

It was also possible to find out some other linear relationships which allow, knowing the weight of the motionless instars (fixed aged larva, nymph) and of the imago, to estimate the total consumption of the larvae from which they come. In this case too the relative errors are lower than 20 p. 100. The possibility to use these relationships to know the predatory efficiency of these auxiliaries is discussed in this paper.

Références bibliographiques

BLACKMAN R. L., 1967. The effects of different aphid foods on *Adalia bipunctata* L. and *Coccinella 7 punctata* L. *Ann. Appl. Biol.*, **59,** 207-219.

FERRAN A., LARROQUE M. M., 1977. Etude des relations hôte-prédateur : la consommation et l'utilisation d'un puceron, *Myzus persicae* Sulz. par les différents stades larvaires de la Coccinelle. *Semiadalia 11 notata* Schn. (*Col. Coccinellidae*). *Ann. Zool. Ecol. Anim.* (**9,** 665-691).

GAWANDE R. B., 1966. Effect of constant and alternating temperatures on feeding and development of *Chilomenes sexmaculata* FB. *In Ecology of aphidophagous insects. Proc. Symposium, Liblice* (1965), 63-67 (Ed. I. Hodek).

HODEK I., 1956. The influence of *Aphis sambuci* L. as prey of the ladybird beetle *Coccinella 7 punctata* L. *Vest. esl. Lemed. Mus.*, **20,** 62-74.

HODEK I., 1967. Bionomics and Ecology of predaceous *Coccinellidae*. *Ann. Rev. Ent.*, **12,** 79-104.

NIEMCZK E., 1966. Food ecology of *Psallus ambiguus* Fall. (*Heteroptera : Miridae*). In *Ecology of aphidophagous insects. Proc. Symposium, Liblice* (1965) p. 69 (Ed. I. Hodek).

SMITH B. C., 1965. Differences in *Anatis mali* Auct. and *Coleomegilla maculata longi* Timb. to changes in the quality and quantity of the larval food (*Col. Coccinellidae*). *Can. Entomol.*, 97, **11,** 1159-1165.

SMITH B. C., 1966. Effect of food on some aphidophagous *Coccinellidae*. *In Ecology of aphidophagous insects. Proc. Symposium, Liblice* (1965) 75-81 (Ed. I. Hodek).

WAY M. J., 1966. Summing up of section I. *In Ecology of aphidophagous insects. Proc. Symposium, Liblice* (1965), 91-94 (Ed. I. Hodek).

WEISMANN L., AFIFY A. M., ZAKI F. N., 1971. Einflussnahme der Temperatur und der Luftfeuchtigkeit auf den Nahrungsverbrauch bei marienkäfer *Coccinella undecimpunctata* L. *Biologia*, **26,** 2, 89-98.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (4), 709-732.

Etude biologique et écologique de la Cochenille du pin maritime, *Matsucoccus feytaudi*, Ducasse, 1942 (*Coccoidea, Margarodidae, Xylococcinae*) dans le Sud-Est de la France

III. — Structure des populations sur l'arbre

J. RIOM *

avec la collaboration technique de M. BABAULT, J. P. FOING et P. MENASSIEU *
Station de Zoologie forestière, I.N.R.A.,
Avenue Vivaldi, 84000 *Avignon.*

Résumé

Cette étude de la structure des populations de *M. feytaudi* sur l'arbre analyse la répartition sectorielle et verticale sur le fût, ainsi que la répartition des populations entre le tronc et le houppier.

— *Répartition sectorielle* : l'analyse porte sur les stades mobiles (L1, mâles, femelles, pronymphes) et fixés (L2) ou immobiles (nymphes, œufs). Certains stades sont répartis de façon homogène (œufs, pronymphes, L1) d'autres par contre (mâles et femelles) de façon hétérogène. La répartition des mâles en activité varie selon les heures de la journée ; elle est liée à l'ensoleillement.

— *Répartition verticale* : elle est fonction du stade examiné, de la taille et de la morphologie de l'arbre, ainsi que du niveau de la population. La population de larves fixées est plus dispersée que celle des autres stades. La concentration maximum des populations a lieu au stade nymphe en certains points ayant des caractéristiques d'épaisseurs d'écorces bien particulières.

— *Répartition tronc-houppier* : elle dépend beaucoup de l'ancienneté de l'attaque. Sur des arbres nouvellement infestés, la plus grande partie de la population de *M. feytaudi* se trouve sur le fût ; dans certains cas particuliers (attaque ancienne, nombreuses lésions sur le fût) la presque totalité de la population de larves fixées se trouve sur le houppier. Tous les intermédiaires, entre ces deux extrêmes existent, et sont explicables si l'évolution de la population de la cochenille a été suivie plusieurs années consécutives.

L'étude de la structure des populations de *M. feytaudi* au niveau de l'arbre est indispensable à la mise au point des techniques d'échantillonnage et à l'interprétation de l'analyse de la dynamique des populations. Cette étude offre en plus un intérêt par elle-même du fait qu'elle contribue à expliquer la colonisation de l'arbre par la cochenille.

Pratiquement aucun travail de ce type n'a jamais été fait chez les espèces de *Matsucoccus*, si ce n'est celui de R. Rieux (1973) sur *M. Pini* Green, espèce endémique ;

* *Adresse actuelle* : Laboratoire de Sylviculture et d'Ecologie de la Pinède landaise, I.N.R.A., Domaine de l'Hermitage, Pierroton, 33610 Cestas-Principal.

l'étude sur *M. feytaudi* Duc., espèce introduite, est beaucoup plus complexe du fait même de son état introduit ; en effet dans un peuplement le niveau des populations de la cochenille, en partie lié à l'ancienneté de l'attaque, est très hétérogène d'un arbre à l'autre. Souvent les résultats ne sont interprétables que si les populations de *M. feytaudi* ont été suivies depuis plusieurs années par des méthodes d'estimation indirecte (1) des populations ; de plus dans les forêts des Maures les interventions sylvicoles étant très limitées, les peuplements, même équiennes, sont souvent hétérogènes, par suite des grandes variations de densité, entrainant des différences importantes dans la croissance ; ces différences de croissance provoquent une grande diversité dans la morphologie générale de l'arbre et par là même de l'épaisseur de l'écorce, facteur important de la répartition des populations.

Cette étude de la structure des populations au niveau de l'arbre analyse 3 aspects :

— *la répartition sectorielle des populations sur le fût* ; c'est-à-dire les relations entre l'orientation géographique des secteurs du fût et les populations de la cochenille,

— *la répartition verticale des populations sur le fût* en fonction du stade examiné, du niveau de la population, de la morphologie générale de l'arbre et évidemment des comportements de déplacement,

— *la répartition des populations sur le tronc et le houppier* en fonction des mêmes critères que ceux précédemment cités.

La répartition des populations de *M. feytaudi* est étudiée dans les Maures, c'est-à-dire dans le cas d'une population introduite colonisant peu à peu les peuplements. La structure très différente des populations endémiques (Landes de Gascogne en particulier) sera examinée par ailleurs.

1. — *Répartition sectorielle des populations*

Une publication précédente (Riom et Fabre, 1977) a étudié les comportements de déplacement globaux des stades mobiles. Il semble important de connaître aussi la répartition sectorielle des populations en cours de déplacement sur le fût (L1, pronymphe, mâle, femelle) et des populations immobiles ou fixées (L1 et L2, nymphe, ponte) dans les fissures des écorces.

Ces répartitions sectorielles sont conditionnées par l'incidence sur les comportements et les tropismes de l'espèce :

des variations spatiales et journalières de l'environnement microclimatique de l'arbre,

de l'hétérogénéité sectorielle de la structure des écorces qui est liée à l'anisotropie de l'arbre, elle-même due aux facteurs abiotiques du milieu.

Le niveau de la population de cochenilles présentes sur l'arbre étudié influe sur les résultats des observations ; en population forte tous les secteurs sont fréquentés par suite de la saturation de ceux choisis en priorité par les insectes ; c'est en population de niveau moyen (2 à 3 L2 par centimètre-carré de surface d'écorce) que les résultats sont les plus nets.

---

(1) Nous appelons « méthodes d'échantillonnage indirect », celles utilisant un piégeage quelconque modifiant peu la population de l'arbre. Par opposition le terme « d'échantillonnage direct » est réservé à une quantification des populations nécessitant la coupe de l'arbre et le dénombrement total ou partiel des individus.

Dans cette étude l'arbre est généralement analysé selon huit (ou parfois quatre) secteurs correspondant aux orientations géographiques. Ces observations sont obligatoirement faites sur des arbres d'un diamètre minimum de 10 cm en raison de l'imprécision du découpage et de la répartition hétérogène des fissures des écorces, seuls endroits colonisés ; pour cette même raison les échantillons doivent être prélevés sur plusieurs arbres, afin d'éliminer l'effet de l'irrégularité de la répartition des fissures des écorces d'un arbre à l'autre.

1.1. *Stade* L1 *et* L2.

Les larves L1 au moment de leur éclosion ont évidemment une répartition sectorielle identique à celle des pontes dont elles sont issues. Ce n'est qu'après un déplacement de plusieurs centimètres qu'elles se trouveront dans les secteurs leur convenant mieux.

L'observation montre que les larves de premier âge au cours de leur déplacement orienté vers la partie supérieure du végétal semblent être réparties de façon homogène autour du fût malgré une légère prédominance sur les secteurs Nord-Est, Sud-Ouest et Ouest (fig. 1).

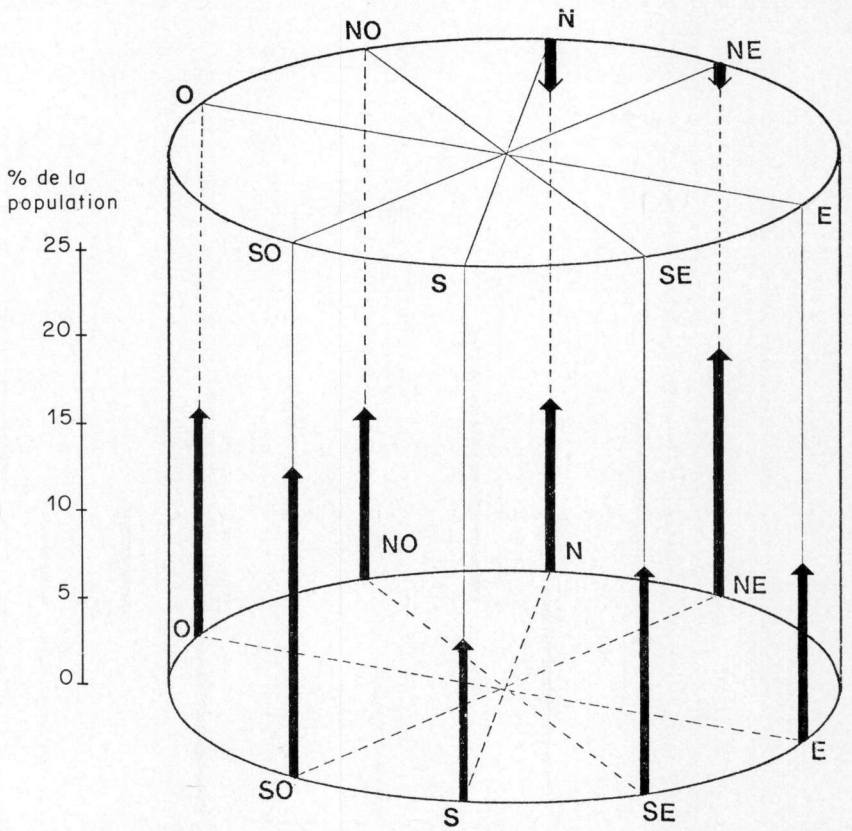


FIG. 1. — *Répartition sectorielle des larves L1 de* M. feytaudi *Duc. en cours de déplacement sur le fût* (la flèche indique le sens du déplacement, sa longueur le taux de capture sur chaque orientation).

Le phototropisme positif très marqué que manifestent les larves (Riom et Fabre, 1977) est masqué du fait que les éclosions et les déplacements peuvent avoir lieu la nuit car les minimums météorologiques sont souvent dans les Maures de 10 à 15° à la période des éclosions ; durant la nuit le comportement géotropique négatif est dominant et cache le comportement phototropique positif qui conduit les larves à fréquenter durant la journée le côté le plus éclairé du végétal. Les larves de premier âge fixées ont globalement une répartition homogène mais hétérogène dans le détail car leur répartition est surtout liée à la distribution des fissures des écorces et non plus à l'orientation des secteurs du fût.

Cette constatation est importante car dans certaines situations microclimatiques particulières les L1, au moment de l'éclosion et durant leur phase de repos post-natal (Riom et Fabre, 1977), ont un taux de survie variable selon l'orientation du secteur ; la quantification de cette mortalité et l'analyse de son impact sur la dynamique des populations de la cochenille ne peut être déterminée que si la répartition sectorielle des pontes, donc des L1 en repos post-natal est parfaitement connue.

1.2. *Mâles.*

Les mâles de *M. feytaudi* se déplacent à partir de leur point d'éclosion vers la partie supérieure du végétal (Riom et Fabre, 1977*b*) ; ils vont ainsi à la rencontre

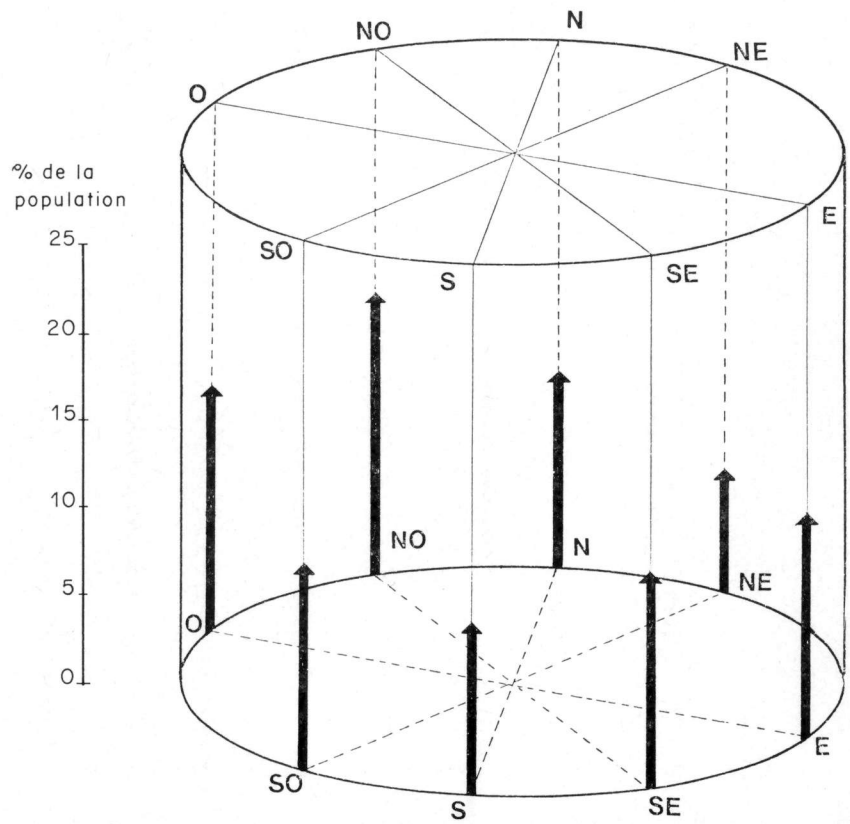


FIG. 2. — *Répartition sectorielle globale des mâles de* M. feytaudi *Duc. en cours de déplacement sur le fût* (la flèche indique le sens du déplacement, sa longueur le taux de capture).

des femelles qui descendent le long du fût. La figure 2 montre le résultat obtenu avec l'analyse de quinze pièges totalisant sept cent quarante-neuf individus capturés sur des périodes de 24 à 48 h. Une population un peu plus importante est capturée sur les secteurs Ouest (Nord-Ouest, Ouest et Sud-Ouest), ces trois secteurs totalisant 43 p. 100 des captures ; si la répartititon était égale ils devraient ne comprendre que 37 p. 100 des individus, la différence entre secteurs est donc très limitée.

La contradiction des résultats de ces piégeages avec l'observation visuelle non quantifiée sur le terrain, semblant indiquer que certains secteurs sont privilégiés par rapport à d'autres, a conduit à effectuer une analyse plus fine ; la figure 3, portant sur les résultats obtenus durant plusieurs périodes de la journée indique que la zone fréquentée varie selon l'heure considérée ; de 9 h à 14 h les deux secteurs les plus fréquentés sont le Sud-Ouest et l'Ouest, de 16 h à 17 h les populations maximum sont capturées sur les orientations Ouest et Nord-Ouest. Ces variations sont liées à la position du soleil : les mâles sont sur la zone la plus éclairée à la limite de la zone d'ombre.

Dans ces observations fractionnées au cours de la journée les différences des populations entre les divers secteurs sont très importantes. Certains secteurs hébergent le double de la population normale, et d'un secteur à l'autre les variations sont de dix à vingt fois et atteignent parfois trente.

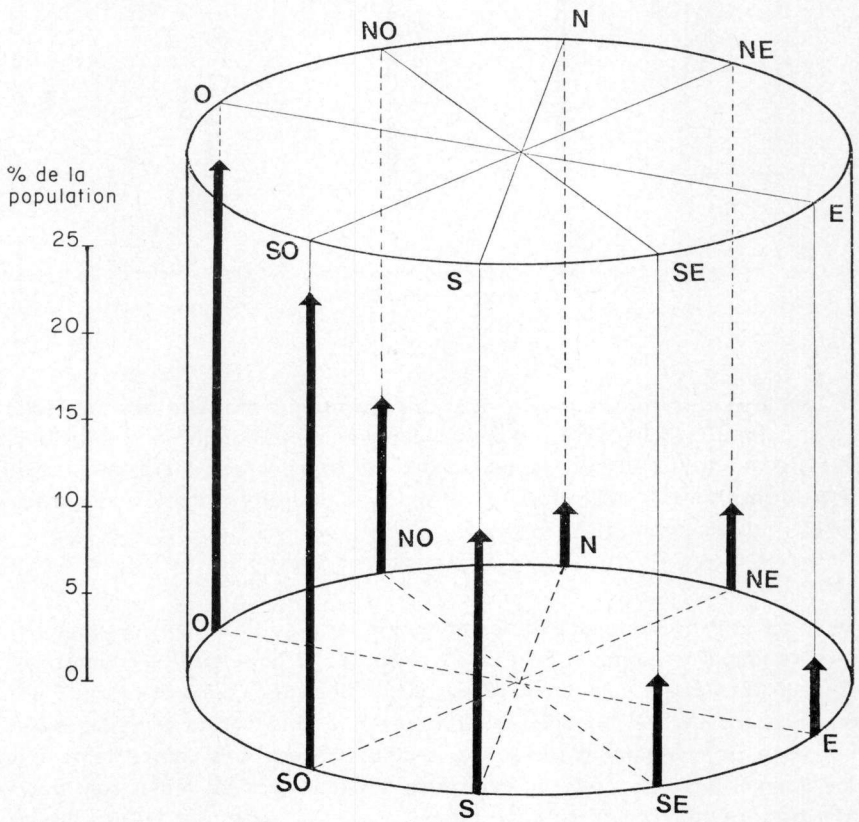


FIG. 3 A.

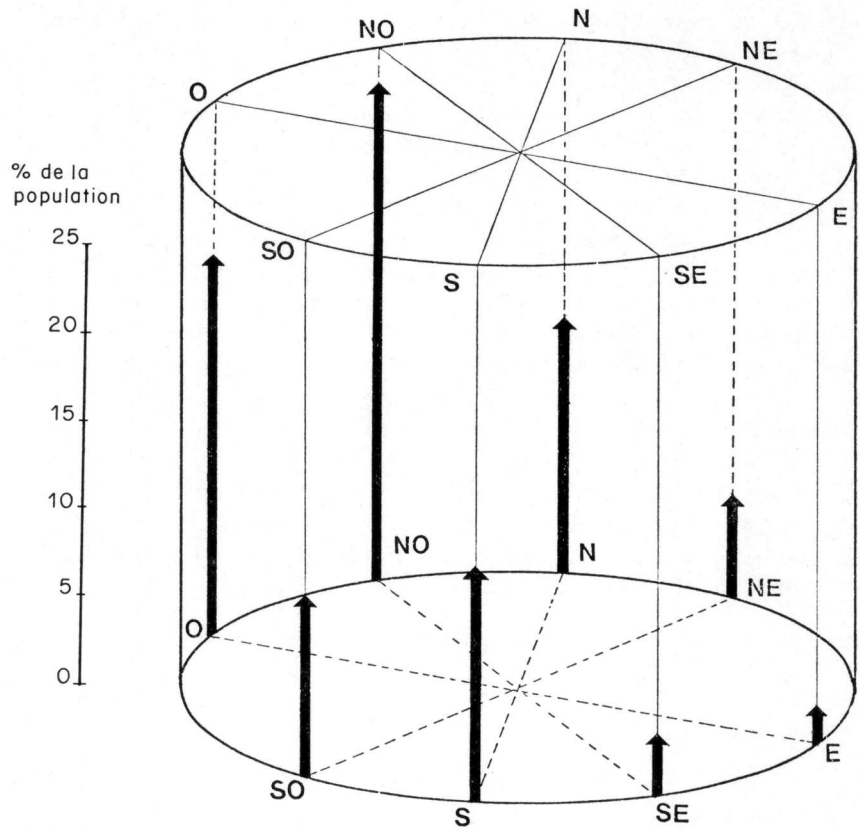


FIG. 3 B.

FIG. 3. — *Comparaison entre le taux de fréquentation sectoriel du fût par les mâles de* M. feytaudi *selon la période de la journée* :

A) de 8 h à 13 h
B) de 15 h à 16 h.

Le vent joue aussi un grand rôle dans la répartition sectorielle des populations : par temps calme les mâles volent dans le peuplement et de nombreux individus sont capturés dans toutes les directions, par contre par journée de vent les mâles s'agrippent à la surface du fût, volent très peu et se font capturer en abondance sur les secteurs préférés (secteurs Ouest).

1.3. *Femelles.*

Au cours de leur déplacement descendant le long du fût (fig. 4) les femelles sont réparties de façon hétérogène. Près de 50 p. 100 de la population fréquente les secteurs Est et Nord-Est et seulement 10 p. 100 les secteurs Ouest et Nord-Ouest. La répartition sectorielle des femelles est donc presque l'inverse de celle des mâles, en effet ces derniers fréquentent surtout les secteurs Ouest. Ces comportements différents ne doivent pas trop géner la rencontre des sexes car les mâles sont au moins à courte distance, attirés par les phéromones sexuelles émises par les femelles (Riom et Fabre, 1977*b*) (tabl. 1).

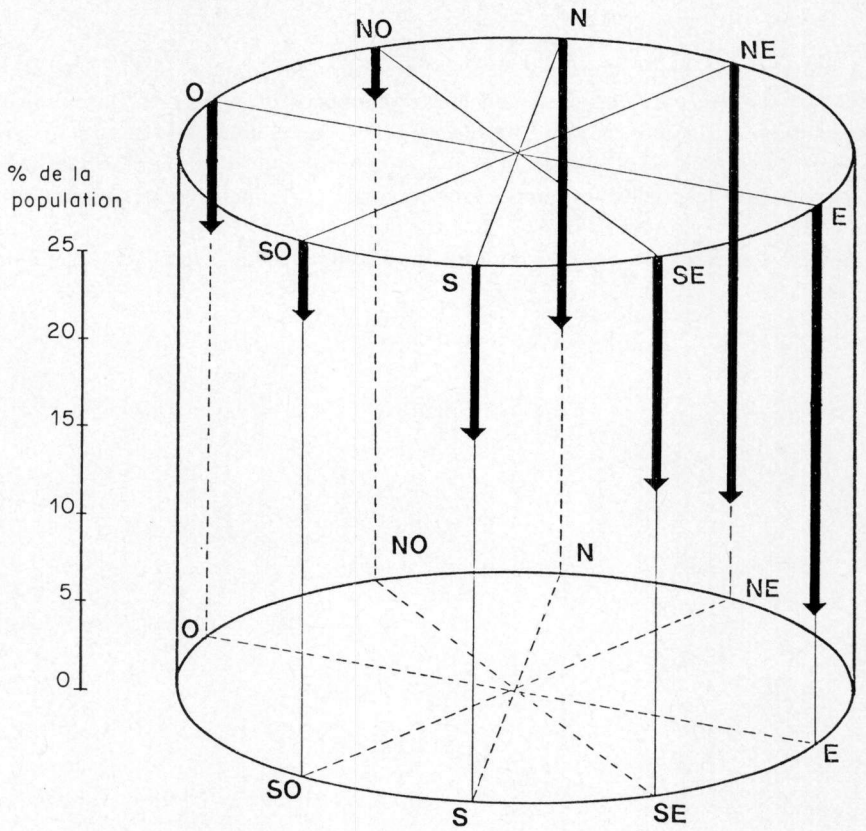


FIG. 4. — *Répartition sectorielle des femelles de* M. feytaudi *Duc. en cours de déplacement sur le fût.*

TABLEAU 1

Répartition des femelles en cours de déplacement sur le fût
(Les Campaux 24.02.1967). Résultats partiels

Echantillon nº	Population sur les secteurs								
	N	NE	E	SE	S	SW	W	NW	Total
1	20	30	11	0	9	0	3	0	73
2	7	11	22	0	0	0	5	0	45
3	1	23	8	2	0	0	0	0	34
4	28	64	41	2	9	0	8	0	152
5	28	22	39	44	25	15	18	1	192
Total	84	150	121	48	43	15	34	1	496

1.4. *Pontes.*

La répartition hétérogène des femelles en cours de déplacement sur le fût, avec les secteurs Est les plus occupés, peut laisser supposer qu'il en sera de même pour la répartition des pontes ; en fait il n'en est rien, car d'une part le comportement des femelles change après l'accouplement et d'autre part l'orientation des fissures des écorces dans lesquelles les pontes sont déposées est le facteur déterminant de leur répartition.

A titre d'exemple la figure 5 montre les résultats obtenus par le dépouillement

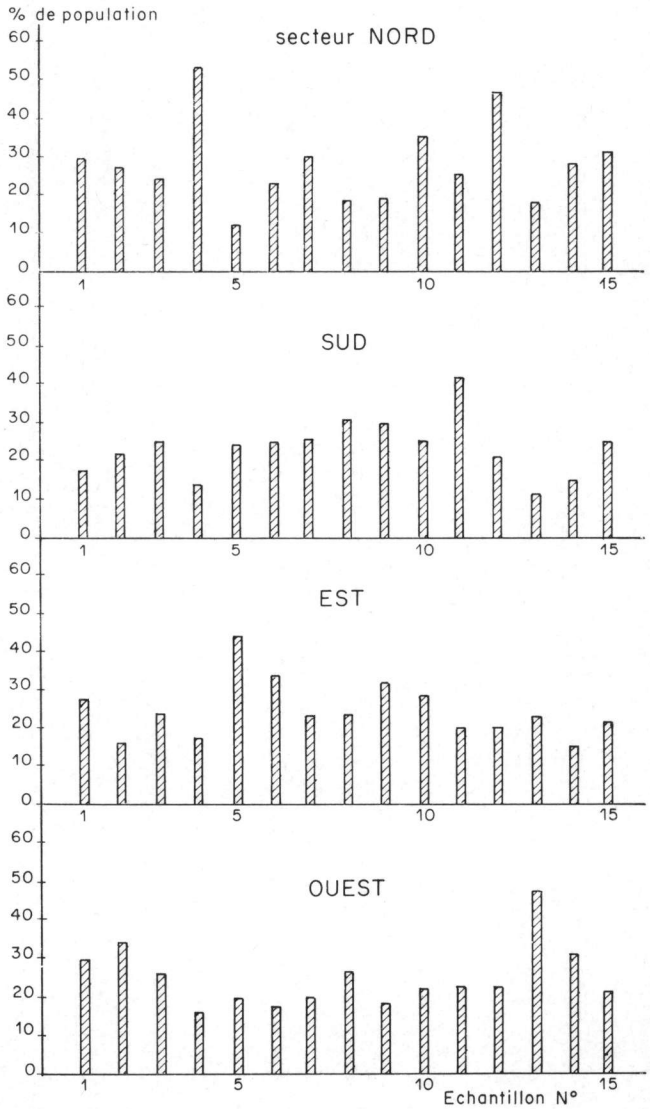


FIG. 5. — *Répartition sectorielle des pontes de* M. feytaudi *Duc. sur* 15 *échantillons pris de la base au sommet d'un même arbre* (l'échantillon n° 1 est pris à la base de l'arbre).

de quinze échantillons pris de la base au sommet d'un même arbre. La population moyenne sur chacun des quatre secteurs est de 25 ± 3 p. 100 indiquant ainsi une répartition moyenne homogène malgré une hétérogénéité très importante entre les échantillons : chaque secteur, quel qu'il soit, peut héberger de 10 à 45 p. 100 de la population totale des quatre orientations.

1.5. *Stade nymphe et pronymphe.*

Le long déplacement des pronymphes mobiles le long du fût se fait de la partie haute du végétal vers la base. Au cours de leurs parcours les pronymphes fréquentent la totalité du fût avec une préférence pour les orientations Sud-Est, Sud et Sud-Ouest. La figure 6 montre que plus de 45 p. 100 de la population a été capturé sur ces trois secteurs. Si la fréquentation était homogène les captures ne devraient représenter que 37,5 p. 100 de la population. Le secteur Est est peu fréquenté (2,2 p. 100).

La figure 6 montre aussi que quelques individus sont capturés à la partie inférieure de la bande piège. Ces quelques captures d'insectes montants sont explicables par le fait que les pronymphes, au cours de leur cheminement descendant, explorent continuellement les fissures des écorces et pour cela effectuent de petits retours vers le haut, au cours desquels elles peuvent se faire piéger.

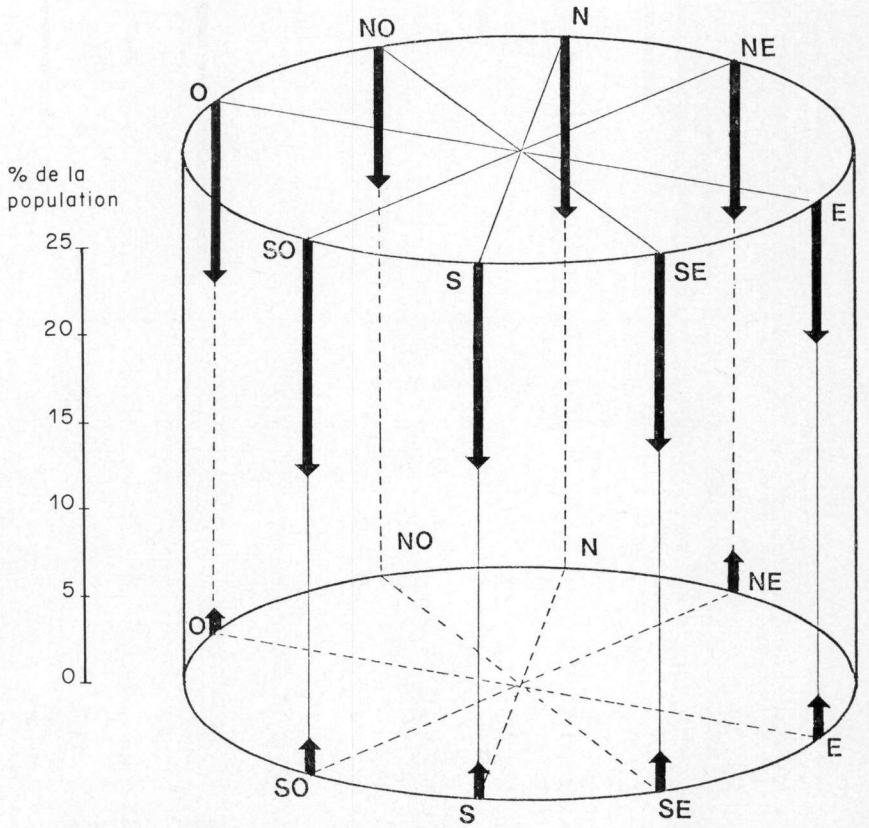


FIG. 6. — *Répartition sectorielle des pronymphes de* M. feytaudi *en cours de déplacement sur le fût.*

La figure 7 indique la répartition sectorielle des nymphes en cocon dans les fissures des écorces. Pour effectuer cette analyse plusieurs arbres ont été débités à la scie mécanique à la fin de la période de nymphose. Le Nord géographique ayant été

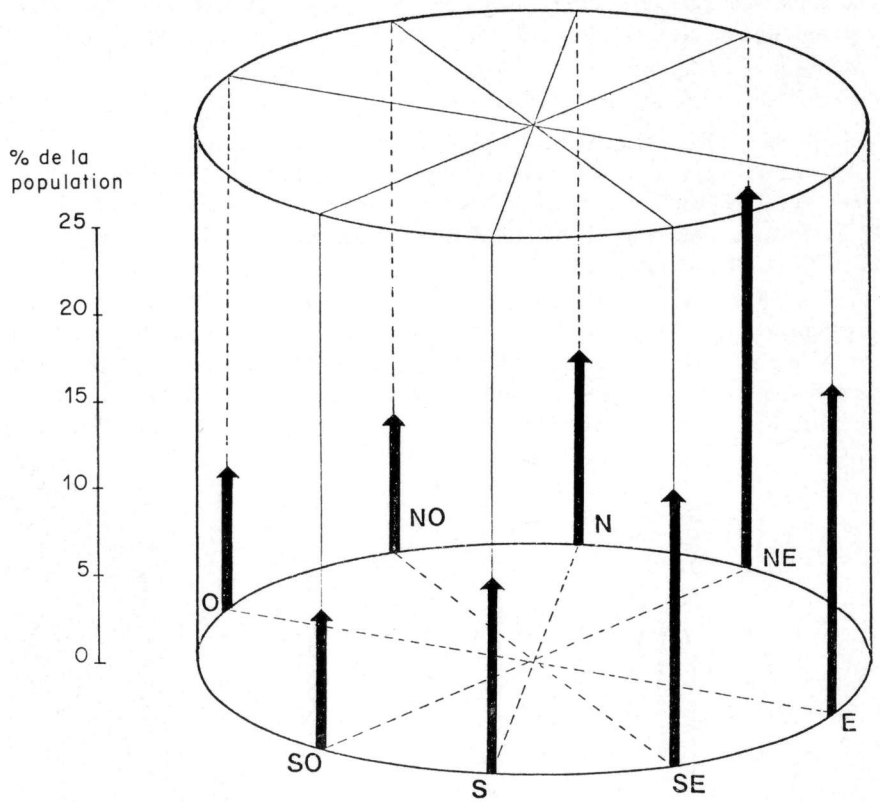


FIG. 7. — *Répartition sectorielle des nymphes de* M. feytaudi *en cocons dans les fissures des écorces.*

TABLEAU 2

Exemple de détermination de la répartition sectorielle des nymphes en cocon

Echantillon n°	Population sur les secteurs								
	N	NE	E	SE	S	SW	W	NW	Total
1	79	99	62	80	30	42	59	50	501
2	27	33	36	23	7	7	12	24	179
3	26	22	15	17	7	7	11	32	137
4	58	98	86	63	58	39	4	20	426
5	11	15	26	34	19	17	17	2	141
6	10	8	18	34	19	17	17	2	125
7	10	19	18	12	2	1	3	5	70
8	0	19	37	32	48	26	33	2	197
9	9	85	57	13	25	3	13	10	215
10	20	27	36	46	21	18	20	7	195
Total	250	425	391	354	236	177	189	164	2 186

marqué sur chacun des rondins, il est alors simple de délimiter huit secteurs égaux correspondant aux orientations. Un dépouillement effectué sous loupe binoculaire permet de dénombrer les pronymphes présentes sur chacun des secteurs. Elle permet de se rendre compte que les nymphes ont en majorité tissé leur cocon sur les secteurs SE, E et NE ; les résultats sont légèrement différents de ceux constatés lors des captures de pronymphes en cours de déplacement sur le fût. Cette différence s'explique par les variations d'épaisseur d'écorce sur la circonférence : elles semblent dues aux variations de l'environnement microclimatique de l'arbre (tabl. 2).

1.6. *Conclusions.*

Cette étude montre que l'hétérogénéité de la répartition sectorielle est importante pour les stades mobiles et par contre beaucoup plus limitée pour les populations fixées ou immobiles.

Ces résultats sont à prendre en compte dans l'élaboration des méthodes d'échantillonnage : pour limiter le volume des dépouillements il est possible de n'analyser pour les pontes, les L1 et les L2 que le quart ou la moitié des secteurs du fût, à la condition de tenir compte de la localisation des fissures des écorces, qui reste le facteur déterminant de la répartition sectorielle pour les stades fixés et les pontes ; les nymphes, qui de par leurs tropismes acceptent des abris plus superficiels (feuillets du rhytidome partiellement décollés par exemple) sont moins sensibles à la localisation des fissures des écorces.

D'autre part les diverses orientations du fût sont placées dans des conditions microclimatiques différentes ; dans la mesure où les facteurs physiques du milieu conditionnent dans certains cas le devenir des populations il est indispensable de connaître le poids de ces facteurs abiotiques de régulation dans le cas où ils affectent la population fréquentant tel ou tel secteur ; une étude ultérieure montrera que les stades sensibles à certains facteurs microclimatiques sont surtout les nymphes en cocon et les L1 en période de repos post-natal : dans une analyse de la dynamique des populations il faudra tenir compte du fait que les L1 sont réparties de façon homogène autour du fût et que les nymphes ont une répartition hétérogène.

2. — *Répartition verticale des populations*

Chaque espèce de *Matsucoccus* a, sur l'arbre, un habitat préférentiel. De nombreuses espèces, parmi lesquelles *M. feytaudi* Duc., se fixent de préférence sur le tronc, mais peuvent cependant vivre sur les branches et les rameaux.

La répartition verticale des populations de *M. feytaudi* sur le fût d'un Pin maritime est relativement différente d'un arbre à l'autre par suite du nombre important de variables pouvant intervenir ; elle est la résultante des divers comportements de déplacement de l'insecte au cours de son cycle en liaison avec la morphologie du végétal colonisé : hauteur, fissuration (morphologie et épaisseur de l'écorce), volume comparé du fût et du houppier ; sur un arbre donné elle varie au cours de l'année en fonction du stade étudié et d'une année sur l'autre selon l'ancienneté de l'attaque et le niveau de la population de la cochenille.

Les facteurs régissant la répartition verticale des populations sur un arbre sont de divers ordres :

— *D'ordre comportemental* : les exigences biologiques de chaque stade de l'insecte le conduisent à rechercher le point du végétal correspondant le mieux à ses tactismes et tropismes. Les exigences d'un stade donné sont souvent différentes de celles du stade suivant ou du stade précédent.

— *D'ordre territorial* : un arbre avec son fût et son houppier représente le territoire d'une population de cochenille. Ce territoire est colonisé de façon différente selon sa surface (hauteur et circonférence de l'arbre) et sa morphologie générale : volume comparé du tronc et du houppier, épaisseur de l'écorce.

— *D'ordre démographique* : la répartition de la population tient compte de son volume (niveau des populations) ; une population ne peut dépasser un niveau maximum conditionné par les possibilités de fixation des larves.

— *D'ordre nutritionnel* : la population fixée provoque des lésions et par là même rend parfois impossible la survie des larves nouvellement fixées ; ces lésions se manifestent avec une amplitude différente sur les diverses parties du pin elles peuvent modifier les possibilités de fixation sur un organe du végétal et ne pas en affecter un autre.

Techniques d'étude

Les arbres à analyser sont choisis en fonction de divers critères (âge, niveau de la population, état du végétal...). Ils sont coupés le plus près possible du sol et débités en rondins de 15 et 10 cm alternativement et ceci jusqu'au sommet de l'arbre. A la condition que l'ordre de la longueur des rondins débités à partir de la base de l'arbre soit 20, 10, 15, 10, 15, 10... le milieu de chaque rondin de 10 cm sera situé à 25, 50, 75, 100 cm... à partir du sol. Pour chaque rondin de 10 cm, qui sera dépouillé au laboratoire sous la loupe binoculaire sont notées :

— la circonférence du rondin à sa partie supérieure et inférieure,

— l'épaisseur de l'écorce,

— l'épaisseur du liber,

— la population totale de cochenilles observées répartie entre individus vivants et morts.

La surface de tronc analysée représente les 10/25 de la totalité soit les 2/3 ; l'échantillon est suffisant pour les arbres de hauteur supérieure à 4 m car la population est répartie assez régulièrement sur le fût. Pour les arbres de taille inférieure à 3 ou 4 m l'hétérogénéité de l'épaisseur d'écorce selon que le rondin est prélevé au niveau d'un verticille ou au milieu d'un interverticille conduit à adopter une prise d'échantillon tenant compte de ce fait :

— un rondin de 10 cm est prélevé au milieu de chaque interverticille,

— un rondin de 10 cm est prélevé au niveau de chaque verticille, la position du verticille indiquant le milieu du prélèvement.

Dans le cas où la croissance annuelle en hauteur a été inférieure à 20 cm (10 cm + 5 cm + 5 cm) la totalité de l'arbre est analysée.

La représentativité de cette méthode d'analyse sera examinée dans le chapitre concernant l'étude de la dynamique des populations de la cochenille, il ne s'agit ici que de chiffrer la population relative rencontrée sur chacun des échantillons, et de

définir les exigences de chacun des stades de la cochenille en relation avec la morphologie du végétal.

Les résultats sont exprimés en nombre d'individus par centimètre de tronc et non, comme souvent, en densité par centimètre carré de surface d'écorce, car la population par centimètre de tronc permet une meilleure comparaison de la répartition verticale des populations réelles sur des arbres de tailles différentes.

Cette étude de la répartition des populations sur le fût insiste particulièrement sur la répartition verticale des larves L2 qui conditionne la répartition des nymphes et des pontes. Elle complète les données déjà fournies par J. Riom *et al.* (1971). Le problème de la colonisation des jeunes peuplements de Pin maritime issus des régénérations naturelles remplaçant les peuplements adultes détruits par la cochenille n'est pas étudié ici car dans ces régénérations la cochenille se conduit non plus comme une espèce introduite, mais comme une espèce endémique ; les modalités de ce type de colonisation sont suffisamment différentes pour justifier une étude particulière.

2.1. *Répartition sur le fût des stades* L1 *et* L2.

Les larves de *M. feytaudi* se fixent en général au fond des fissures des écorces, en conséquence la partie du fût à écorce non fissurée n'héberge pas de larves. Les jeunes pins de moins de 4 ans, à écorce non fissurée ne sont cependant pas indemnes de *M. feytaudi* car quelques individus peuvent se développer sur les rameaux, dans les gaines des pseudophylles, ou dans les petites excavations faites sur la tige par les piqûres de nutrition du curculionide, *Pissodes notatus*. Dès que la base du tronc commence à se fissurer ces populations à répartition anarchique se concentreront dans ces premières fissures même si elles sont au collet et à demi enfouies dans la litière.

A l'inverse il semble que les très vieux pins soient susceptibles d'héberger des larves, quoiqu'une observation superficielle laisse penser le contraire car l'écorce très épaisse de ces vieux arbres rend la recherche des larves difficile.

La répartition des larves L1 et L2 sur le fût est, à quelques exceptions près, identique car :

lors du passage du premier au deuxième âge larvaire, la L2 apode se fixe pratiquement au même point que la L1 dont elle est issue,

au cours du cycle les mortalités « naturelles » de larves sont en général les mêmes quelque soit le lieu de fixation sur le fût.

En fonction de ces éléments on peut estimer qu'une étude de la répartition des larves L2 est valable en ce qui concerne les L1. Les quelques exceptions se rapportent aux mortalités différentes constatées lorsque les larves se fixent sur certains organes du houppier (en particulier sur les pseudophylles) ; quelques précisions seront apportées sur ce point dans le chapitre suivant, consacré à l'étude de la répartition des populations entre le tronc et le houppier.

La figure 8 indique la répartition verticale des populations de L2 sur quatre arbres de 2-3 m choisis parmi une vingtaine de sujets étudiés. Le niveau le plus peuplé se situe en général à moins de 50 cm du sol, et souvent à 25 cm ; sur ces jeunes arbres l'écorce est peu épaisse (7 à 12 mm à 10-15 cm au-dessus du collet). Le nombre total d'individus de *M. feytaudi* par arbre est souvent inférieur à deux mille ou trois mille, ce qui correspond, au moins dans les Maures, à une faible population.

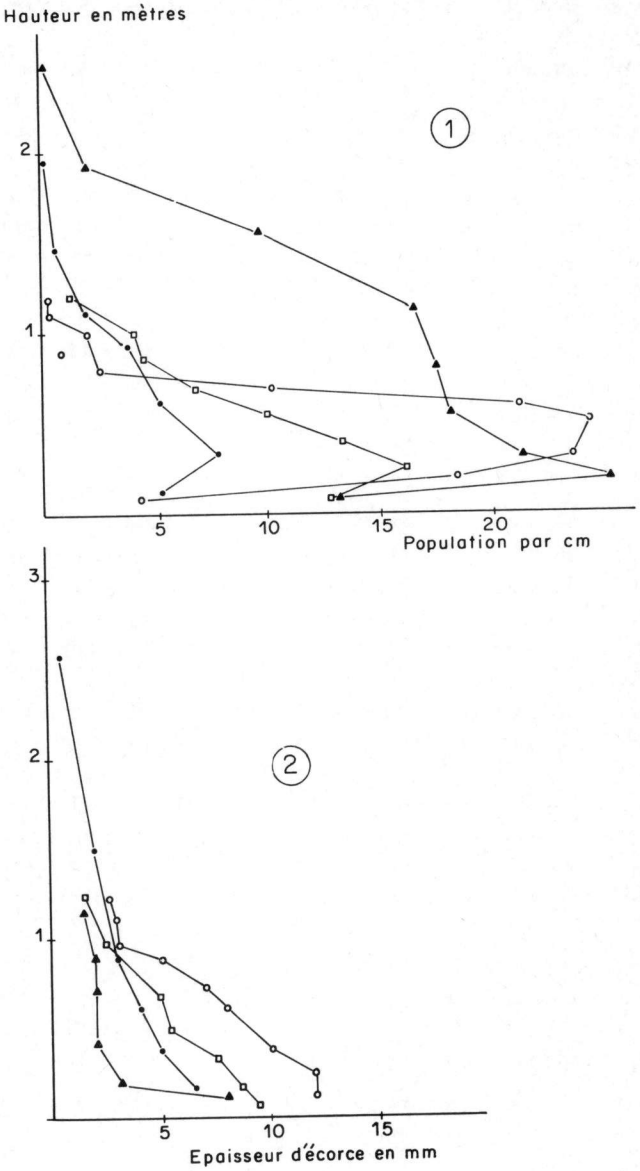


FIG. 8. — *Répartition sur le fût des L2 de* M. feytaudi (1) *et variations de l'épaisseur de l'écorce* (2) *sur des jeunes pins de* 2 *à* 3 *m de hauteur.*

La figure 9 montre, à une échelle différente, la répartition des populations sur des arbres de 5 à 7 m. On remarque que la hauteur de la zone la plus peuplée varie en fonction de la densité de la population : en faible population la base du tronc est la plus peuplée, en population forte la densité maximum se situe de 1,5 à 2 m ; ces types de répartition sont indépendants de l'épaisseur de l'écorce. Le fait qu'en popu-

lation faible, la zone de densité maximum soit située près du sol appelle deux remarques :

— en populations faibles ce type de répartition n'est pas toujours respecté ;

— on peut expliquer la forte population du collet par une infestation à partir des L1 mobiles et des femelles venant des arbres voisins. Des piégeages effectués au collet nous ont montré que des dizaines de femelles et des centaines de L1 étaient capables de coloniser des arbres de cette façon ; ce type de colonisation semble purement passif car ces L1 et ces femelles tombées des arbres voisins se portent aussi bien sur des arbres vivants que sur des arbres morts depuis quelques années, ou même des piquets.

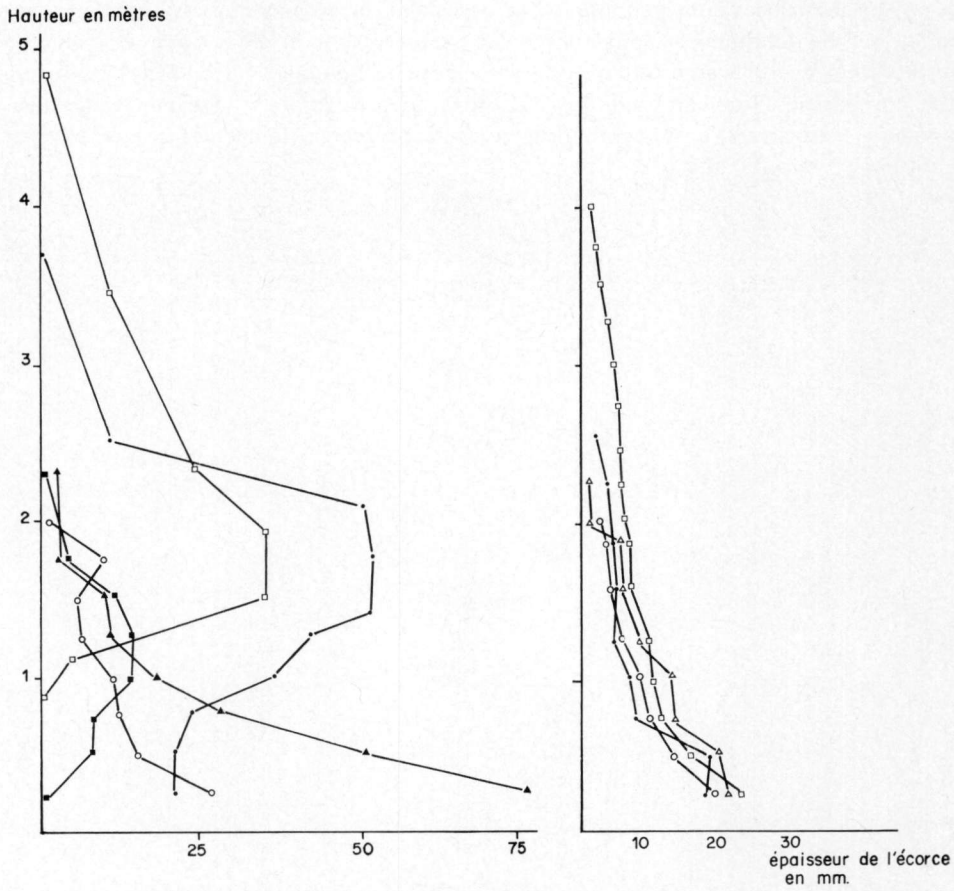


FIG. 9. — *Répartition sur le fût des L2 de* M. feytaudi (1)
et variations de l'épaisseur de l'écorce (2) *sur des pins de 5 à 7 m.*

Riom et Fabre (1977), ont donné des courbes de répartition de L1 fixées de *M. feytaudi* obtenues à partir d'infestations artificielles ponctuelles. Dans ce cas les L1 se fixent très près du lieu de leur éclosion : elles n'effectuent que des courts déplacements avant de se fixer. Ces observations confrontées avec les courbes de répartition

naturelle autorisent à penser que la répartition verticale des L1 et L2 est en général conditionnée par la répartition du stade précédent c'est-à-dire par celle des pontes.

2.2. *Répartition verticale des nymphes.*

Les pronymphes mobiles écloses de L2 de la lignée mâle, ont un comportement qui les conduit à descendre le long du fût (Riom et Fabre, 1977). Après avoir tissé un cocon elles se nymphosent dans les fissures du rhytidome.

Par suite de ce déplacement descendant il n'est pas rare que la population de nymphes soit supérieure à celle qu'elle devrait être par rapport à la population de L2 sur le fût ; ce phénomène s'explique facilement par le fait qu'une grande partie des pronymphes écloses dans le houppier, se déplacent sur de grandes distances, gagnent le fût, augmentant ainsi la population de ce dernier. Cet « artefact » peut être éliminé en étudiant des arbres à faible population dans le houppier ou bien des sujets qui ont été écimés avant les premières éclosions de pronymphes. Une partie des pronymphes réussissent à se nymphoser dans le houppier : entre les pseudophylles,

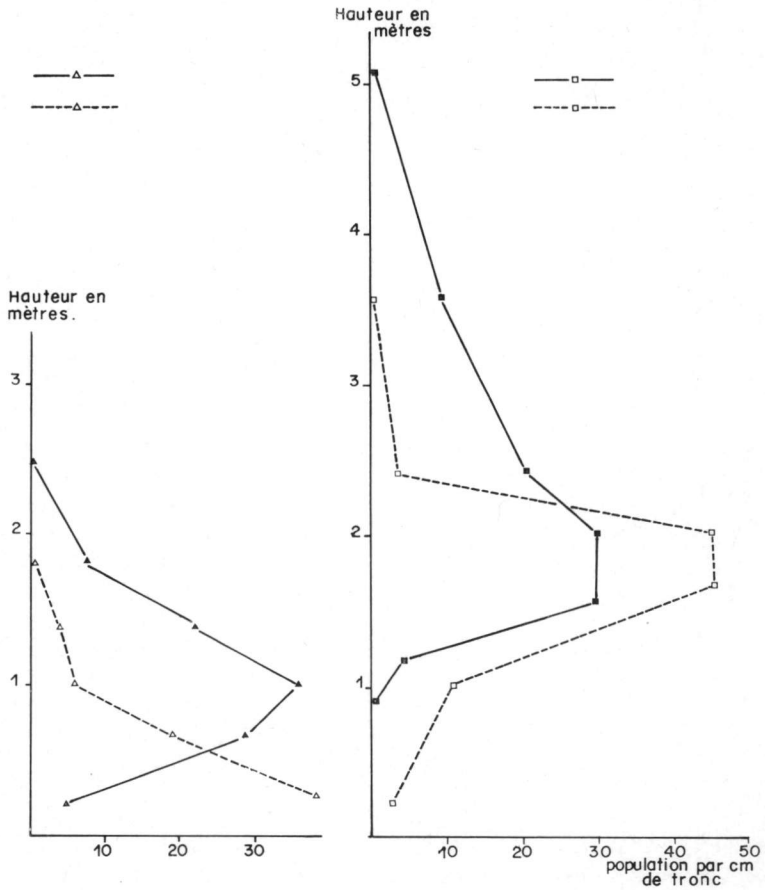


FIG. 10. — *Comparaison de la répartition verticale des L2 et des nymphes en cocons de* M. feytaudi *sur un même arbre* (1 : arbre de 4 m de hauteur ; 2 : arbre de 7,5 m de hauteur).

dans les cônes entrouverts, et sur les vieux arbres, dans les fissures des écorces des grosses branches.

A la condition de prélever les arbres à analyser, selon la technique décrite précédemment, au moment précis où les éclosions de pronymphes sont terminées et avant que celles des mâles et femelles aient commencé il est possible d'avoir sur le même arbre une bonne représentation de la répartition comparée des L2 et des nymphes et ainsi connaître exactement le déplacement des pronymphes ; il faut évidemment pour cela faire l'hypothèse que les larves L1 et L2 de la lignée mâle et femelle sont également réparties sur l'arbre, autrement dit qu'il n'existe pas, comme cela arrive parfois chez les cochenilles, de lieu de fixation privilégié, pour l'un ou l'autre des sexes ; une étude ultérieure du taux des sexes de l'espèce confirmera qu'ils sont bien répartis au hasard sur l'arbre quelque soit le lieu de fixation.

La figure 10 montre la répartition comparée des L2 et des nymphes sur des arbres de 4 et 7,5 m respectivement. La population maximum sur le sujet de 4 m se situe très près du sol ; sur le sujet de 7,5 m le maximum des pronymphes est aux environs de 1,5 m. Ce phénomène général s'explique facilement par le fait que les pronymphes ont besoin pour tisser leur cocon d'écorces relativement épaisses. Le tableau 3 indique le pourcentage de chaque stade rencontré à divers niveaux, et les variations de l'épaisseur de l'écorce. Les taux de pronymphes supérieurs à 50 p. 100 se rencontrent lorsque l'épaisseur de l'écorce dépasse 7 à 8 mm ; cette épaisseur correspond au minimum nécessaire pour le tissage du cocon. Les pronymphes qui éclosent dans les

TABLEAU 3

Répartition sur le fût des populations de L2 et de nymphes en fonction de l'épaisseur de l'écorce ; la population de nymphes et de L2 est exprimée en p. 100 de la population totale à chaque niveau étudié

Arbre n°	Hauteur de l'observation	Nymphes en p. 100	L2 en p. 100	Epaisseur de l'écorce en mm
1	20	90	10	8
	60	42	58	8
	100	15	85	7
	140	6,5	93,5	7
	180	2,5	97,5	6
	220	0	100	6
2	160	29,5	70,5	10
	200	60	40	10
	240	12	88	5
	360	1	99	3
3	20	73	27	10
	60	37	63	6
	100	6	94	5
	140	1	99	2
	180	1	99	2
4	40	78,5	21,5	13
	80	68	32	6,5
	120	60	40	5,5
	160	53	57	6
	200	7	93	5

zones à faible épaisseur d'écorce (3 à 4 mm) descendent le long du fût. Lorsqu'elles arrivent dans les zones où l'écorce atteint 7-8 mm elles recherchent un abri, si à cet endroit les fissures sont déjà saturées par des nymphes en cocon elles continuent leur descente.

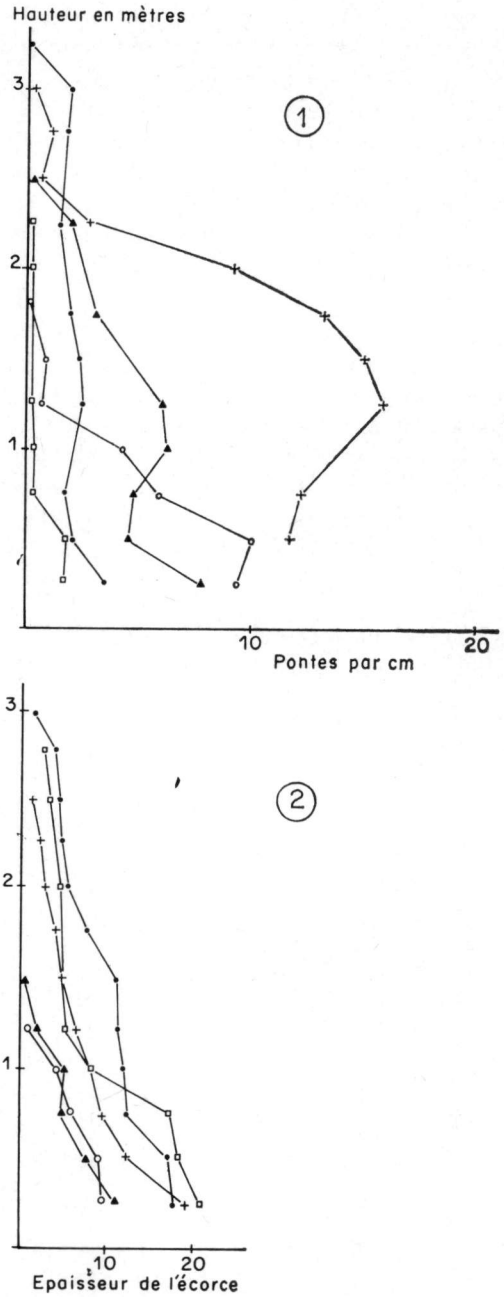


FIG. 11. — *Répartition sur le fût des pontes de* M. feytaudi (1) *et variations de l'épaisseur de l'écorce* (2). Pins de 3 à 5 m de hauteur.

Sur les jeunes pins les pronymphes ne trouvent pas d'abri à leur convenance, elles tissent leur cocon dans la litière. Ce comportement a une double conséquence :

— les nymphes sont dans un microclimat qui leur est défavorable ;

— elles sont souvent la proie de prédateurs de la litière.

Ceci peut expliquer, en partie seulement, le faible taux de multiplication de *M. feytaudi* dans les jeunes régénérations de pin maritime.

Il faut aussi noter que sur un arbre l'épaisseur de l'écorce n'est pas homogène :

— une anisotropie est fréquente ; certaines orientations ont pour le même niveau des épaisseurs d'écorces supérieures à d'autres ;

— aux points d'implantations des verticilles sur le fût l'écorce est plus épaisse qu'entre les verticilles ; ceci explique certains regroupement de pronymphes à des niveaux conduisant à des irrégularités dans les résultats.

Riom et Fabre (1977) ont montré que le stade pronymphe est parmi les stades mobiles de *M. feytaudi* celui qui effectue les déplacements les plus longs. Ceci s'explique par la recherche d'un abri pour le tissage du cocon que seules les écorces d'une certaine épaisseur peuvent fournir.

2.3. *Répartition des pontes.*

L'analyse de quelques dizaines d'arbres permet d'avoir une bonne image de la répartition des pontes sur l'arbre à la condition de prendre certaines précautions dans le choix des échantillons car la population rencontrée sur le fût provient du mélange des individus éclos sur le tronc et le houppier. L'étude d'arbres écimés quelques jours avant la date présumée du début des éclosions des femelles permet d'éliminer le mélange de deux populations.

Les figures 11 et 12 montrent la répartition des pontes sur des arbres de 3 à 5 m et 5 à 7 m. La plus grande partie des pontes sont dans les zones dans lesquelles l'écorce a plus de 8 à 10 mm d'épaisseur mais ce n'est pas tant l'épaisseur réelle de l'écorce qui importe que le nombre d'abris de faible hauteur fournis par ces écorces grâce, en particulier aux feuillets du rythidome légèrement décollés.

Les femelles en effet sont moins exigeantes que les pronymphes en ce qui concerne l'épaisseur de l'écorce nécessaire à l'arrêt de leur déplacement ; elles peuvent s'insérer sous des feuillets du rythidome légèrement décollés ; souvent elles pénètrent entre des feuillets séparés de moins de 0,5 mm.

Dans la région des Maures et de l'Estérel la structure des écorces varie beaucoup d'un arbre à l'autre et ces variations provoquent des différences importantes dans la répartition verticale des pontes ; elles ne sont cependant pas suffisantes pour masquer le phénomène général :

— en population faible moins de deux pontes par centimètre de fût les pontes sont dispersées sur la presque totalité de l'arbre,

— en population moyenne et forte la grande majorité des pontes est localisée dans la moitié ou le tiers inférieur de l'arbre.

La courbe de répartition des pontes est souvent intermédiaire entre celle des L2 et celle des pronymphes.

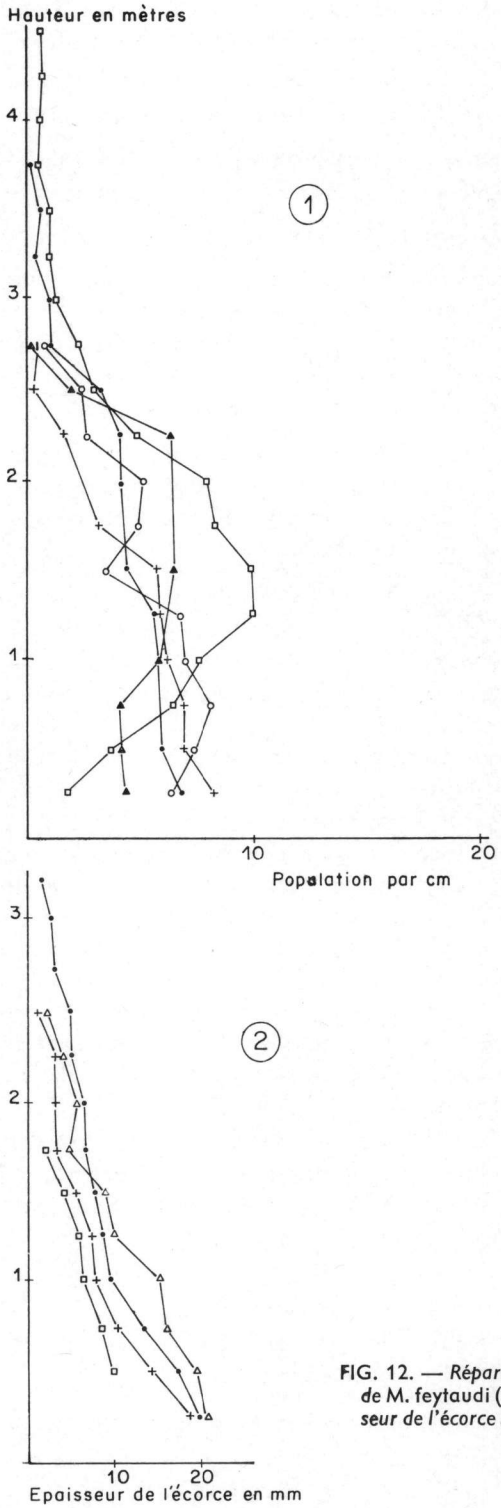


FIG. 12. — *Répartition sur le fût des pontes de* M. feytaudi (1) *et variations de l'épaisseur de l'écorce* (2) Pins de 5 à 7 m.

2.4. *Conclusion.*

La répartition verticale des stades fixés ou immobiles de *M. feytaudi* est très différente d'un stade à l'autre, et chaque stade a un type de répartition caractéristique.

Les populations de larves fixées sont les plus dispersées sur l'arbre et celles de pronymphes les plus concentrées : ces différences s'expliquent par les exigences thigmotactiques propres à chaque stade. Pour ces populations l'arbre constitue un territoire qu'elles colonisent progressivement selon un mécanisme relativement stéréotypé. Au fur et à mesure de la croissance de l'arbre et des modifications de la structure de son écorce les courbes de répartition de chaque stade évoluent indépendemment, dans certaines limites.

La courbe de répartition des pontes détermine celle des larves fixées ; ces dernières s'installent en général près du lieu de leur éclosion (Riom et Fabre, 1977) sans rechercher obligatoirement les points qui sont les plus favorables à leur survie et à leur développement.

Les différences constatées d'un arbre à l'autre dans la répartition verticale des populations, s'expliquent souvent par la variabilité de la morphologie du végétal liée aux conditions du milieu (sol, microclimat...) et du peuplement (âge, densité...).

Cette étude a porté uniquement sur des arbres en cours de colonisation par la cochenille récemment introduite dans le milieu. Lorsque l'espèce est endémique sa répartition est très différente et a fait l'objet d'une étude particulière.

3. — *Répartition des populations entre le tronc et le houppier*

Parmi les espèces de *Matsucoccus* on peut distinguer celles colonisant de préférence le tronc et les grosses branches (*M. resinosae* B. et G., *M. pini* Green..) de celles vivant surtout sur les rameaux et les aiguilles (*M. josephi* Bod., *M. fasciculensis* Hebert...)

M. feytaudi appartient au groupe d'espèces se fixant habituellement sur le tronc bien que dans certaines conditions particulières les populations fixées sur le houppier puissent être numériquement beaucoup plus importantes que celles du tronc.

Au cours d'un cycle le rapport population du tronc sur population du houppier évolue constamment : il est maximum pour les nymphes en cocon et minimum pour les L1 nouvellement fixées ; quelques semaines après leur fixation les L1 vivant sur le houppier ont un taux de mortalité bien supérieur à celles fixées sur le fût et le rapport population du tronc sur population du houppier augmente ; il se modifie encore, et dans le même sens, lors du passage du premier au deuxième âge larvaire.

L'observation superficielle et globale de la répartition des populations larvaires dans un peuplement peut laisser croire que la cochenille se fixe indifféremment sur le tronc ou le houppier et que ses populations sont réparties au hasard. La figure 13 analyse la répartition de la population de larves de deuxième âge sur soixante-deux arbres sans tenir compte des densités de *M. feytaudi*. La population du tronc représente selon les cas de 10 à 90 p. 100 de la population totale de l'arbre.

Des relevés identiques, mais effectués sur des arbres dont les populations ont été suivies plusieurs années avant la coupe, indiquent que plusieurs phénomènes d'ordres divers interfèrent dans les mécanismes de la colonisation comparée du

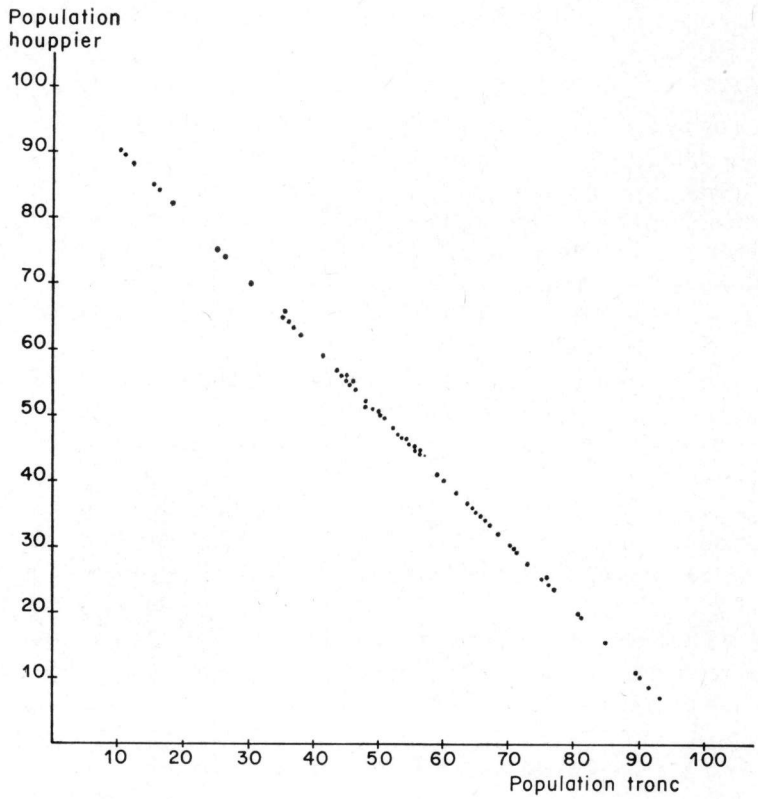


FIG. 13. — *Répartition des populations de* M. feytaudi *sur le tronc et le houppier de 62 arbres (région Maures-Estérel).* La population du tronc et du houppier est exprimée en pour cent de la population totale de l'arbre.

tronc et du houppier ; ces mécanismes peuvent être schématiquement divisés en trois phases :

I) En début de colonisation *M. feytaudi* se fixe surtout sur le tronc, dans la partie d'écorces fissurées. Lorsque la dispersion des L1 d'un peuplement à l'autre, ou même à l'intérieur du peuplement, est anémophile le houppier héberge souvent les premières larves ; les pronymphes et les femelles issues de ces larves vont dès leur éclosion sur le fût. Si la colonisation se fait de proche en proche par les L1 ou les femelles tombées accidentellement des arbres très infestés, la base du fût est colonisée en premier lieu. Dans ces deux types de dispersion la population se retrouve sur le fût. Ensuite, au fur et à mesure que la population du fût augmente le houppier est partiellement colonisé, et la population qu'il héberge peut parfois représenter jusqu'à 25 ou 30 p. 100 de la population totale de l'arbre.

II) En même temps de nombreuses piqûres de nutrition de coléoptères xylophages, sur l'écorce fine de la partie supérieure du fût, servent d'abri à des larves mobiles de *M. feytaudi*, qui se fixent ainsi à des endroits où leur fixation est habituellement impossible. La partie lisse du fût, qui souvent est colonisée par moins de 10 p. 100 de la population d'un arbre (souvent seulement 2 à 3 p. 100) peut à la limite servir

de lieu de fixation à 25 ou 30 p. 100 des individus (très exceptionnellement jusqu'à 45 p. 100).

III) Lorsque le fût est fortement colonisé et cela depuis plusieurs années, les lésions du liber et les écoulements de résine consécutifs aux piqûres de ces populations

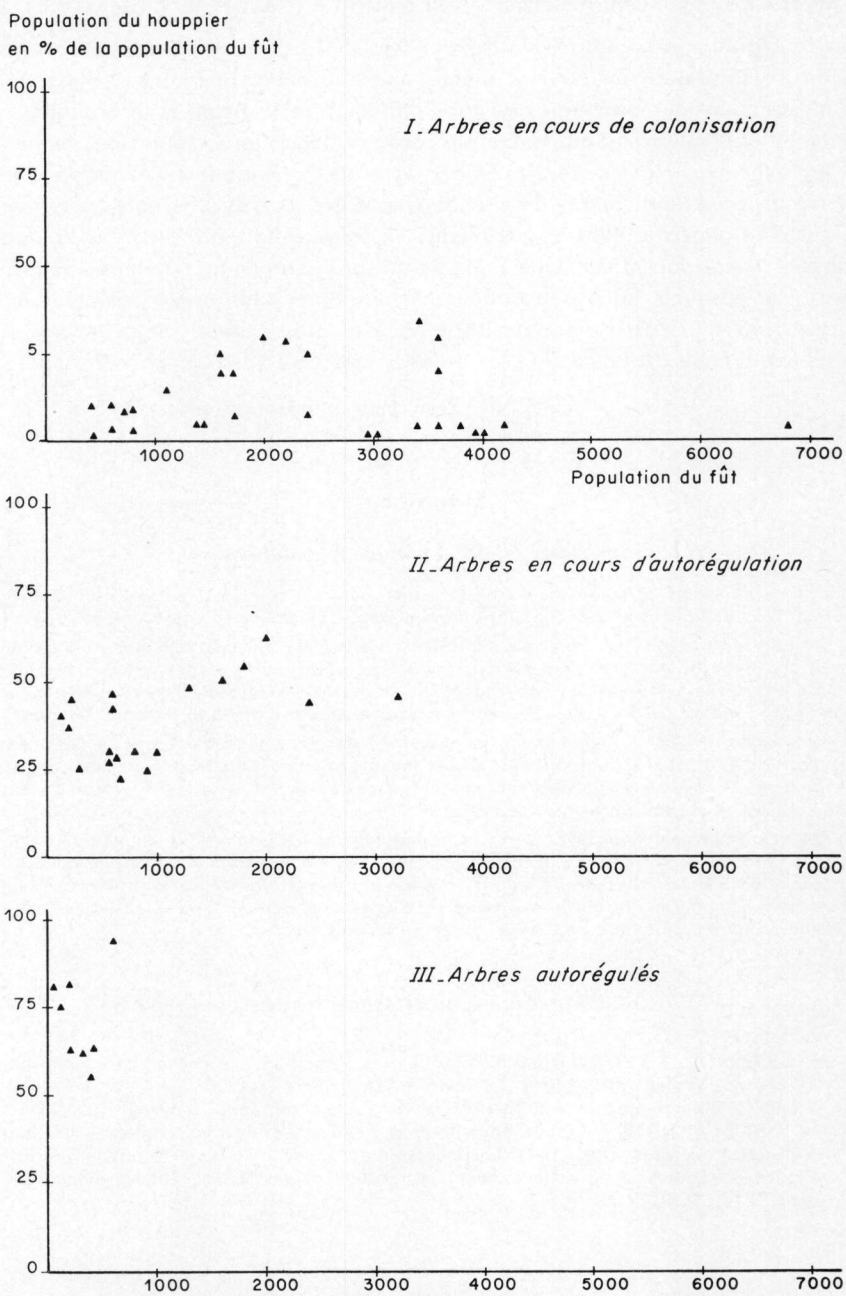


FIG. 14. — *Evolution des populations de* M. feytaudi *sur le tronc et le houppier en fonction de l'ancienneté de l'attaque.*

importantes rendent les fixations difficiles. Ce phénomène « d'autorégulation » qui se manifeste avec moins d'importance dans le houppier modifie le rapport des populations entre le tronc et les branches. Ces dernières dans ces conditions servent le lieu de fixation à 40 ou 60 p. 100 de la population totale de l'arbre, et très exceptionnellement les rameaux peuvent héberger jusqu'à 80-90 p. 100 des larves.

Cette évolution schématisée en trois phases (fig. 14) n'est valable que considérée d'une année sur l'autre et pour le même stade de développement de l'insecte, car en cours d'année la répartition des populations entre le tronc et le houppier varie énormément d'un stade à l'autre. De plus des variations importantes peuvent exister entre les arbres, surtout dans l'extériorisation des phénomènes d'autorégulation ; le schéma proposé tient compte de phénomènes d'ordres très différents qui conduisent à une certaine anarchie dans le mécanisme de colonisation, à la limite chaque arbre semble être un cas particulier. Une étude basée sur l'examen individuel d'une centaine d'arbres, sur lesquels la plus grande partie des individus a été comptée, montre que cette anarchie n'est qu'apparente, et que la plus grande majorité des arbres étudiés suivent cette évolution, avec il est vrai, des délais temporels différents.

Reçu pour publication en septembre 1977.

Summary

Structure of M. feytaudi *populations*

This study of the *M. feytaudi* population structure on trees analyses the sectorial and vertical distribution over the bole as well as the distribution of populations between the trunk and the crown.

— *Sectorial distribution* : the analysis deals with the mobile periods (L_1, males, females, pronymphae) and fixed (L_2) or immobile periods (nymphae, eggs). Some stages have a homogeneous distribution (eggs, pronymphae, L_1), whereas other stages (males, females) have a heterogeneous distribution. The males activity varies according to the hour of the day and depends on sunshine.

— *Vertical distribution* : it depends on the examined stage, on the stature and on the tree morphology as well as on the population level. Fixed larva are more dispersed than other population stages. The highest concentration of populations takes place during the nymphae stage with some points characterized by particular bark thickness.

— *Distribution between trunk and crown* : it depends very much on the ancientness of the infection. On recently contaminated trees, the greatest deal of M. feytaudi populations is on the bole. In some special cases (old infection, numerous lesions on the bole) almost the whole fixed larva population is on the crown. All intermediaries between these extremes exist and can be explained when the evolution of the cochineal population has been observed during several years.

Références bibliographiques

RIOM J., GERBINOT B., 1977. Etude biologique et écologique de la cochenille du Pin maritime *Matsucoccus Feytaudi* Duc., 1942 (*Coccoidea, Margarodidae, xylococcine*) dans le Sud-Est de la France. I. Biologie générale et Phénologie. *Ann. Zool.-Ecol. anim.* **9,** 11-50.

RIOM J., FABRE J. P., 1977. Etude biologique et écologique de la cochenille du Pin maritime *Matsucoccus Feytaudi* Duc., 1942 (*Coccoidea Margarodidae, xylococcine*) dans le Sud-Est de la France II. Régulation du cycle annuel. Comportement des Stades mobiles. *Ann. Zool.-Ecol. anim.* **9** (2), 181-209.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (4), 733-748.

L'acide ascorbique dans la nutrition artificielle de *Chilo suppressalis* WLK. (*Lepidoptera, Pyralidae, Crambinae*)

M. BOUNIAS (*) et G. BONNOT (**)

avec la collaboration technique de Mme F. Paris (1)

* *Laboratoire de Biochimie INRA,*
F 84140 *Avignon-Montfavet*

** *Laboratoire de Biologie, INSA,*
20, *avenue Einstein*, 69621 *Villeurbanne*

Résumé

Une étude de l'importance de l'acide ascorbique (ASC) chez les larves de *Chilo suppressalis* élevées sur milieu artificiel a donné les résultats suivants :

1. La concentration intra-corporelle des larves en ASC décroît linéairement en fonction de leur âge ou de la racine carrée de leur poids.

2. A chaque stade du développement, l'incorporation d'ASC dans les larves croît en fonction de la richesse du milieu, sans dépasser toutefois une valeur limite maximale. Le phénomène peut être interprété de façon significative comme résultant de l'action d'un système de type enzymatique (perméase) sur l'ASC du milieu nutritif considéré comme substrat. Les paramètres de la réaction (étudiés dans le système de coordonnées de Hill) dépendent des stades larvaires. L'affinité entre le système perméasique et l'ASC du milieu est 4 fois plus élevée chez les larves du 1er stade que lors des stades ultérieurs.

3. Les déjections larvaires contiennent encore de l'ASC dont la concentration augmente en fonction de celle du milieu nutritif ; la perte d'ASC après transit intestinal est fonction linéaire de la teneur intra-corporelle des larves. Les équations des courbes traduisant ces divers phénomènes ont fait l'objet d'un essai de détermination théorique : les paramètres obtenus varient en fonction des stades du développement.

L'ensemble des résultats tend à montrer que l'importance de l'ASC est plus grande chez les larves du 1er stade que chez les larves plus âgées.

Introduction

Le rôle favorable de l'acide ascorbique (ASC) sur la croissance des insectes phytophages est déjà connu depuis une vingtaine d'année, avec les travaux de Dadd (1957) sur la nutrition du criquet *Schistocerca*. Mitlin *et al.* (1963) remarquèrent ensuite les inconvénients de la perte d'ASC par thermodégradation dans les milieux nutritifs sur le développement des charançons ; une observation de même type fut renouvelée

(1) Décédée le 30 juillet 1976.

par Chippendale et Beck, (1964) à propos de l'élevage du Pyralidae *Ostrinia nubilalis* puis par Ito et Arai (1965) dans l'élevage du ver à soie, et par Dadd *et al.* (1967) au cours de l'élevage du puceron *Myzus persicae*. C'est ce qui a d'ailleurs amené les chercheurs à tenter de préserver la stabilité de l'ASC dans des milieux à base d'alginate (Moore et Navon, 1974) et à déterminer les paramètres cinétiques de son oxydation dans des milieux contenant de l'agar (Bounias et Bonnot, 1976).

La plupart des travaux récents tendent finalement à considérer l'ASC comme un facteur de croissance essentiel chez les insectes, malgré les doutes émis à ce sujet par Pierre (1962) chez la blatte, et par Vanderzant et Richardson chez le lépidoptère *Pectinophora gossypiella*.

Les effets de la carence en ASC se traduisent par un ralentissement de croissance des larves avec blocage du passage au stade adulte (Vanderzant, 1974 et 1975) ou par une mortalité larvaire élevée (Levinson et Navon, 1969) (Chippendale, 1975). Par ailleurs, Pristavko et Dovzhenok (1974) ont constaté que la concentration en ASC peut exercer une influence sur le nombre de « cellules sanguines » et sur la sensibilité du Carpocapse *Laspereysia pomonella* aux infections bactériennes et fongiques. Gupta *et al.* (1972) ont montré, par ailleurs, que le corps adipeux de divers insectes ne peut synthétiser l'ASC à partir de ses précurseurs glucidiques.

Sur le plan quantitatif, Rock (1965) a estimé entre 0,4 et 0,8 g pour 100 g de milieu nutritif, la concentration minimale nécessaire à la croissance de Carpocapse, et Levinson et Navon, (1969) ont admis comme concentration optimale 0,5 g pour 100 g dans l'élevage artificiel de *Prodenia litura*.

Dans la nature, il paraîtrait donc logique de voir la croissance des phytophages varier en fonction de la quantité d'ASC fournie par la plante-hôte. Cette quantité dépend de plusieurs facteurs tels que la Photosynthèse elle-même (Okuntsov *et al.*, 1970) ou l'intervention d'agents chimiques extérieurs, comme les herbicides employés en agriculture (Panic et Franke, 1971) ainsi que des différents autres facteurs tels que la nature des sols, les conditions climatiques et le stade phénologique (Gozin, 1972).

Il nous a donc paru nécessaire d'analyser quantitativement les liens possibles entre la concentration en ASC du milieu nutritif et celle des larves ainsi que de leurs déjections aux divers stades de leur développement.

Les principales données expérimentales seront décrites dans le chapitre « Résultats », et l'étude de leur interprétation sera ensuite développée dans la partie « discussion ».

Matériel et méthodes

Les larves néonates de *Chilo suppressalis* provenant de souches récoltées en Camargue (Bounias, 1972*a*) sont élevées sur milieu gélosé selon les méthodes de Guennelon et Soria (1973). La perte d'acide ascorbique par dégradation oxydative conduit à des milieux nutritifs contenant de moins en moins d'activité réductrice, l'ASC étant rapidement oxydé en acide déhydro-ASC puis en acides oxalique et thréonique (Bounias, 1978).

Des larves de stade déterminé sont placées pendant 48 h à 25 °C sur des milieux dont la concentration en ASC est mesurée au début et à la fin de l'expérience. De plus les larves sont gardées à jeûn pendant quelques heures avant et après l'expérience

afin qu'elles se débarassent de leurs déjections, puis elles sont broyées dans un tube de Potter en présence d'un solvant d'extraction composé comme suit :

acide méta-phosphorique : 2 g
acide trichloracétique : 4 ml
eau distillée QSP : 100 ml.

L'acide ASC est ensuite dosé à l'aide du dichloro-2-6-phénol-indo-phénol comme décrit précédemment (Bounias et Bonnot, 1976).

Les résultats sont exploités statistiquement au moyen des calculs de variances, corrélations et régressions. Les données numériques sont indiquées au seuil 5 p. 100. Les intervalles de confiance sont calculés selon la relation : $i = \pm t \frac{s}{\sqrt{N}}$ dans laquelle S désigne l'écart type et N le nombre de mesures.

Au cours des analyses de variances destinées aux épreuves de linéarité, les sommes de carrés ont été désignées de la façon suivante :

QC correspond au facteur classes
QR correspond au facteur « régression linéaire »
QE' = QC — QR correspond à l'écart par rapport à la droite de régression
QT correspond à la variation totale
QE = QT — QC correspond à la variation résiduelle (ou erreur)

Enfin, ρ désigne les coefficients de corrélation
b désigne les coefficients de régression.

Dans plusieurs cas, la validité d'emploi de l'épreuve de linéarité pourra paraître contestable : en effet, en toute rigueur, la régression n'est pas applicable lorsque les deux variables étudiées sont aléatoires. Le calcul a néanmoins été effectué à titre indicatif, dans le but de compléter des renseignements insuffisants fournis par le calcul des coefficients de corrélations.

Résultats

1. — *Paramètres d'évolution larvaire*

Le poids frais des larves élevées dans des conditions normales, à 25 °C, sur milieux non carencés, augmente en fonction du temps, selon la courbe présentée figure 1*a*.

La corrélation entre le poids P (mg) et l'âge t (jours) est élevée : $\rho = +0{,}961$ pour $N = 17$ couples de mesures. Cependant, l'épreuve de linéarité est négative, avec : F (calculé) = 17,55 et F (5 p. 100) = 3,36 ($\nu_1 = 4$, $\nu_2 = 11$).

D'autre part, la courbe traduisant les variations de Log P en fonction de t est fortement incurvée (fig. 1*a*), ce qui semble exclure l'hypothèse d'un phénomène exponentiel.

Par contre, l'expression de P en fonction de t^2 permet de redresser la courbe : (fig. 1*b*) dans ce cas $\rho = +0{,}989$ et le calcul des variances conduit à $F = 3{,}036$. La relation peut être considérée comme linéaire (au risque 5 p. 100) et l'équation de régression s'écrit :

$$P = 0{,}1346\ t^2 - 6{,}252 \quad \text{pour} \quad 7\ j < t \leqslant 26\ j. \qquad (I)$$

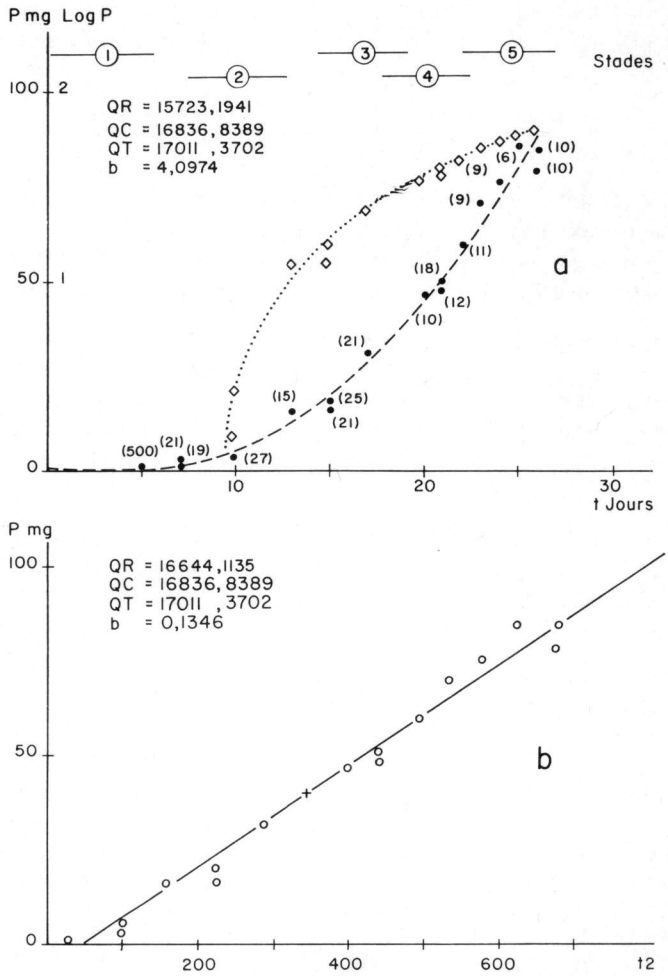


FIG. 1. — *Evolution du poids (P) des larves en fonction du temps (t).*

a) Expression en coordonnées naturelles (●) et relation entre Log P et t (♦).
b) Expression de (P) en fonction du carré du temps (t) (-○-).

(Le nombre de larves utilisées pour chaque mesure est indiqué entre parenthèses.)

Ceci correspond à un temps de latence théorique voisin d'une semaine, avant que l'augmentation de poids des néonates amorce l'accélération qui se poursuivra jusqu'au dernier stade. Sur la figure 1*a* est indiquée la succession des stades larvaires telle qu'elle a pu être définie au préalable dans les mêmes conditions d'élevage, grâce à l'étude des capsules céphaliques (Bounias, 1972*b*).

2. — *Evolution de la teneur en acide ascorbique des larves en fonction de leur développement*

Dans des milieux de même concentration en ASC, soit 2,46 $\pm$ 0,23 mg par g (N = 43 mesures), la teneur des larves C (exprimée en mg par g de poids frais) décroît en fonction de leur âge t (jours) (fig. 2*a*) et en fonction de leur poids (fig. 2*b*).

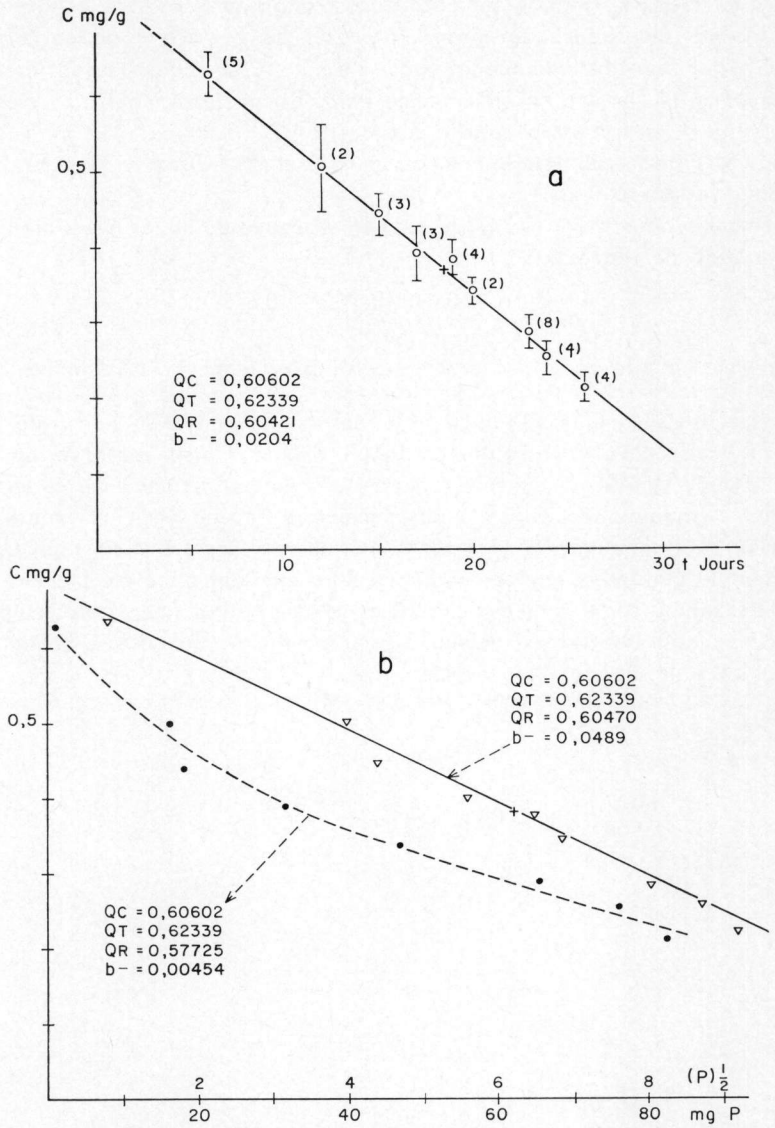


FIG. 2. — *Variations de la concentration intra-corporelle des larves en acide ascorbique en fonction de leur développement pour une même teneur du milieu nutritif.*

a) Expression en fonction du temps.

b) Expression en fonction du poids (P) des larves (●) et de $\sqrt{P}$ (▽).

(Pour chaque mesure, le nombre de répétitions est indiqué entre parenthèses.)

Dans le 1er cas, le coefficient de corrélation est $\rho = -0{,}985$ pour $N = 35$ couples de mesures. Avec une répartition en $k = 5$ classes, le calcul a donné $F = 1{,}034$ avec $F\ (5\ p.\ 100) = 2{,}92$ ($\nu_1 = 3$, $\nu_2 = 30$).

L'épreuve de linéarité est positive et la droite de régression s'écrit :

$$C = -0{,}0204\ t + 0{,}75. \qquad (II)$$

Dans le 2e cas, la relation entre la concentration en ASC dans les larves et leur poids présente une allure curviligne (fig. 2*b*). Le coefficient de corrélation est $\rho = -0{,}962$ et l'épreuve de linéarité conduit à $F = 16{,}52$: elle est donc négative.

L'équation (I) montre en effet que le poids est proportionnel à t^2, c'est-à-dire, réciproquement, que t est proportionnel à (P) 1/2.

Nous avons donc analysé la relation entre C et (P) 1/2 qui se caractérise par un coefficient de corrélation $\rho = -0{,}985$.

Le calcul conduit à $F = 0{,}747$ (fig. 2*b*) et l'épreuve de linéarité est bien positive.

L'équation de régression s'écrit :

$$C = -0{,}049\ (P)\ 1/2 + 0{,}678. \qquad \text{(III)}$$

3. *Relations entre la teneur des larves en acide ascorbique, et celle du milieu nutritif*

Des travaux antérieurs (Bounias, 1976) ont montré que l'ASC se transforme rapidement en acide déhydroascorbique (DHASC), dont le rôle sur les larves est en cours d'étude. L'acide DHASC est ensuite dégradé lui-même en acides organiques dépourvus d'effet « vitaminique » C. Le temps nécessaire à cette dernière transformation est inférieur à 1 semaine dans les conditions de température d'élevage. Les larves préalablement élevées dans des conditions normales ont donc été placées pendant 48 h sur des milieux dont la teneur en ASC avait été préalablement abaissée par auto-oxydation pendant des durées suffisantes pour obtenir un titre d'ASC défini, contrôlé au début et à la fin de l'expérience.

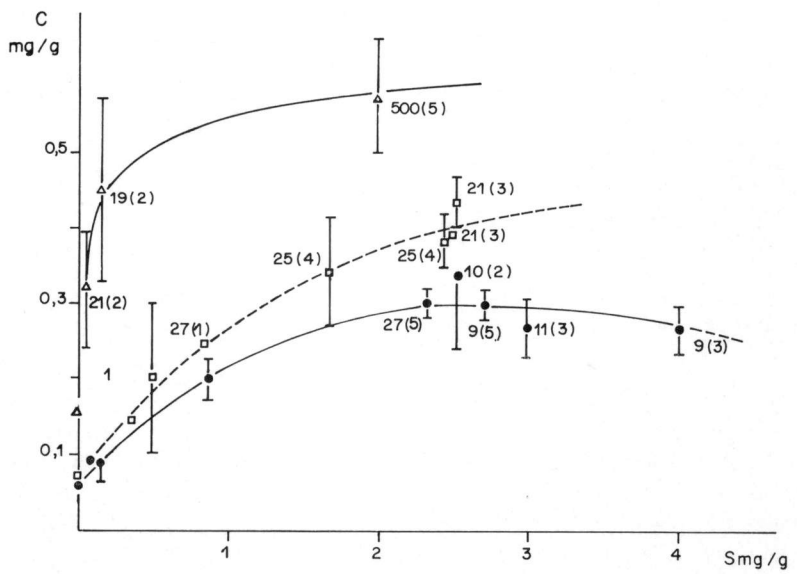


FIG. 3. — *Variations de la concentration intra-corporelle des larves en acide ascorbique en fonction de la teneur du milieu nutritif :*

au stade 1 : (- - △ - -)
aux stades 2-3 : (- - □ - -)
aux stades 3-4 : (- - ● - -)

(Pour chaque mesure est indiqué le nombre de larves utilisées suivi du nombre de répétitions du dosage

Ces conditions, destinées à rappeler autant que possible celles des élevages, ont été appliquées à des larves regroupées, par analogie de poids, en trois classes d'âges : stade 1, stades 2 à 3, stades 4 à 5. Les résultats sont illustrés par la figure 3.

Le calcul des coefficients de corrélations a donné les résultats suivants :

stade 1 : $N = 10$ couples de mesures : $\rho = + 0{,}895$
stades 2-3 : $N = 19$ couples de mesures : $\rho = + 0{,}784$
stades 4-5 : $N = 26$ couples de mesures : $\rho = + 0{,}686$.

La teneur des larves paraît donc liée à celle du milieu, mais la relation n'est pas linéaire : la figure 3 montre que la teneur des larves en ASC cesse d'augmenter quand celle du milieu atteint 2,5 à 3 mg/g, puis se stabilise ou décroît légèrement mais de façon non significative dans les limites de nos expériences.

4. — *Concentration résiduelle en acide ascorbique dans les déjections*

L'oxydation de l'ASC est extrêmement rapide dans les milieux contenant des larves (Bounias et Bonnot, 1974). Dans les déjections, elle est encore accrue par la structure de celles-ci, émises en pelotes très aérées de fines particules cylindriques. Si le dosage conserve par lui-même toute sa précision, la variabilité entre expériences est par contre assez élevée : ceci provient de la difficulté, au moment des analyses, de prélever parmi les déjections provenant de 48 h de consommation, des échantillons de 50 à 100 mg ayant exactement la même date d'excrétion.

L'analyse de variance a cependant permis d'étudier la concentration résiduelle d'ASC dans les déjections (R, mg/g) en fonction du développement des larves ainsi que de la teneur du milieu.

4.1. *Concentration résiduelle d'acide ascorbique dans les déjections en fonction du développement des larves.*

La figure 4*a* illustre la relation entre la teneur des déjections et l'âge des larves, dans le cas d'une concentration moyenne de $2{,}48 \pm 0{,}38$ mg par g dans le milieu ($N = 7$), au moment des prélèvements.

La courbe est d'aspect ascendant, mais présente un infléchissement avec le temps. Pour $N = 26$ couples de mesures répartis en $K = 6$ classes, le calcul a donné : $\rho = + 0{,}770$ et $F = 3{,}119 > F$ (5 p. 100) ($\nu_1 = 4$ $\nu_2 = 20$). L'épreuve de linéarité est négative au risque 5 p. 100.

En revanche, la courbe traduisant les variations de teneurs en ASC des déjections en fonction du poids des larves présente un aspect rectiligne (fig. 4*b*) : dans ce cas, pour $N = 26$ couples de mesures le coefficient de corrélation est : $\rho = + 0{,}817$. Une répartition en $K = 7$ classes donne, à titre indicatif, une valeur de $F = 1{,}245$ avec F (5 p. 100) $= 2{,}71$ ($\nu_1 = 5$, $\nu_2 = 20$).

La relation peut être considérée comme linéaire au risque 5 p. 100 et l'équation de régression s'écrit :

$$R = 0{,}0131\ P + 0{,}92. \qquad \text{(IV)}$$

4.2. *Concentration résiduelle d'acide ascorbique dans les déjections en fonction de la teneur du milieu.*

Il s'agit, en fait, de considérer maintenant l'appauvrissement du milieu après la traversée du tractus digestif.

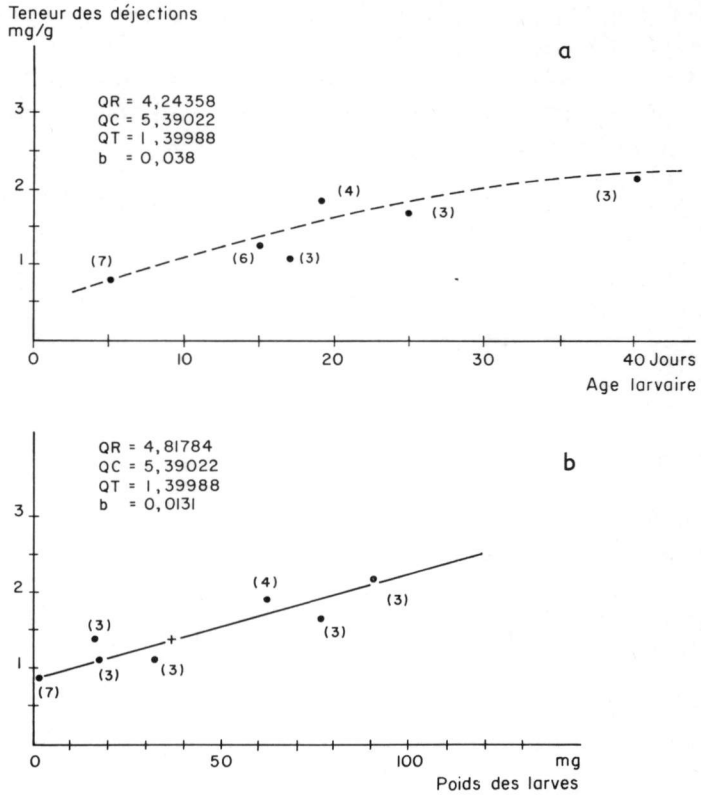


FIG. 4. — *Variations de la concentration résiduelle d'acide ascorbique dans les déjections en fonction du développement des larves.*

a) Expression en fonction de l'âge des larves.
b) Expression en fonction du poids des larves.

Lorsqu'une quantité définie de milieu nutritif est ingérée par une larve, l'acide ASC initialement contenu dans cette « portion » de milieu se retrouve après le transit sous deux formes : d'une part la quantité résiduelle présente (et mesurable) dans les déjections provenant du milieu consommé et d'autre part la quantité retenue par les larves à savoir : une quantité chimiquement intacte correspondant à l'établissemen d'une réserve intra-cellulaire (mesurable) et une quantité disparue par utilisation catabolique (non directement mesurable).

Cependant, dans les conditions habituelles d'élevage, les larves dispersent rapidement leurs pelotes de déjections en évoluant à la surface du milieu. De plus, du fait même de leur texture, les déjections subissent des pertes d'acide ASC et d'eau plus rapides que celles du milieu.

Il était alors difficile de déterminer un poids exact de déjections (choisies parmi les moins altérées) et la quantité correspondante de milieu consommé par certaines larves repérées, de sorte que nous avons dû mesurer les concentrations simultanées dans le milieu, les larves, et leur déjections, celles-ci pouvant dès lors être prélevées parmi les plus récentes, après un intervalle de temps tout juste suffisant pour que la quantité recueillie permette les analyses.

Dans un premier temps, nous avons analysé la relation possible entre la concentration résiduelle (R) mesurée dans les déjections et celle du milieu (S).

La figure 5 illustre les résultats mesurés à trois périodes successives de l'évolution larvaire (choisies en fonction des équivalences de poids et des facilités d'identification des stades).

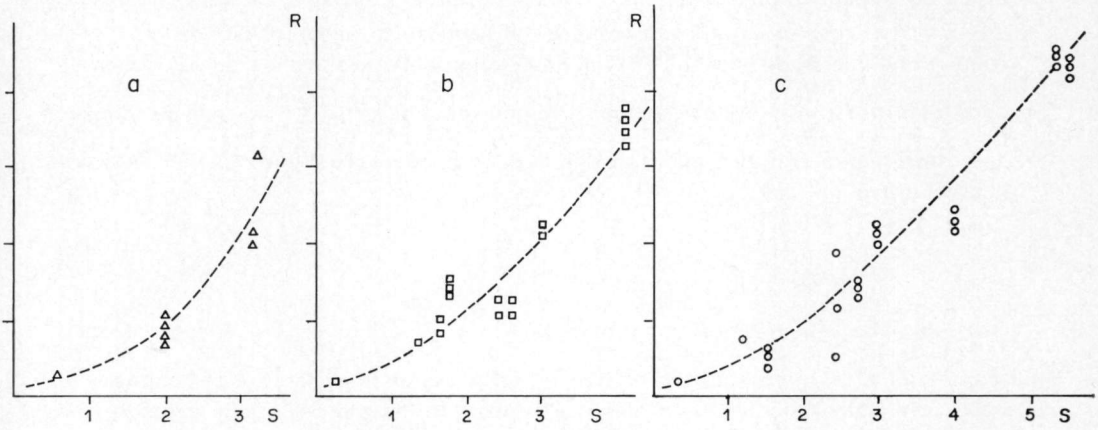


FIG. 5. — *Variations de la concentration résiduelle d'acide ASC dans les déjections* (R) *en fonction de celle du milieu nutritif* (S). (Expression en mg/g).
a) 1er stade (Δ) ; *b*) stades 2-3 (□) ; *c*) stades 4-5 (○).

Les relations ne sont pas linéaires, mais les deux facteurs étudiés sont en forte corrélation positive :

Au 1er stade : $\rho = +\ 0{,}870$ (N = 11 couples de données)
Aux stades 2-3 : $\rho = +\ 0{,}917$ (N = 20 couples de données)
Aux stades 4-5 : $\rho = +\ 0{,}941$ (N = 30 couples de données).

La recherche d'une équation traduisant la forme des courbes sera développée au chapitre « discussion ».

Discussion

Parmi les résultats qui viennent d'être exposés, certains se présentent d'une manière claire (teneur des larves en fonction des stades) alors que d'autres appellent une analyse plus approfondie : c'est le cas de l'influence de la teneur du milieu sur celle des larves et de leurs déjections.

a) Hypothèse sur le mécanisme d'incorporation de l'ASC dans les larves en fonction de la richesse du milieu nutritif.

La concentration intra corporelle d'ASC augmente chez les larves en fonction des teneurs croissantes du milieu nutritif, puis se stabilise à partir d'un seuil de concentration du milieu voisin de 2,5 mg d'ASC par g.

Un phénomène du même genre a été observé chez l'Homme par Kuebler et Gehler (1970) qui ont observé une diminution de la vitesse d'incorporation de l'ASC en fonction des doses croissantes administrées.

Assimilant implicitement la pénétration intracellulaire d'ASC à un système perméasique, Gehler et Kuebler (1970) ont observé chez l'Homme une distribution cellulaire biphasique dont ils ont supposé l'une des constantes cinétiques analogue à la constante d'oxydation de l'ASC en acide déhydro ASC.

La pénétration d'ASC dans les larves de *Chilo suppressalis* pourrait donc être considérée également comme résultant d'un mécanisme de type enzymatique :

Dans ce cas, en considérant comme substrat (s) la teneur d'ASC du milieu, et comme une vitesse de réaction (V) l'augmentation de concentration en ASC obtenue dans les larves après 48 h de consommation du substrat, $\left(V = \frac{C - Co}{t - to}\right)$ le mécanisme de transfert pourrait être explicité par l'équation générale d'une réaction enzymatique d'ordre n :

$$V = \frac{V_M . S^n}{K + S^n} \qquad (V)$$

dans laquelle V_M = vitesse maximale (ici : $\frac{C_M - Co}{48}$, avec C_M = concentration maximale) et K = constante d'affinité entre l'ASC et le système « perméasique ». La concentration initiale Co est mesurée dans les larves placées à jeûn avant l'expérience.

L'hypothèse de l'équation (V) a donc été examinée aux trois stades étudiés (fig. 3) et les paramètres ont été établis d'après le calcul de la droite de régression correspondant à la transformation de l'équation (V) en coordonnées logarithmiques népériennes :

$$L_N \frac{V}{V_M - V} = n . L_N S - L_N K \qquad (VI)$$

Les épreuves de linéarité ont été effectuées à titre indicatif. L'ensemble des calculs a donné les résultats suivants illustrés par la figure 6 :

— Au stade 1 : neuf mesures réparties en trois classes (fig. 6*a*)

$\rho = 0{,}888 \quad n = 0{,}58 \quad K = 0{,}26$ mg/g
F calculé $= 0{,}023 < F$ (5 p. 100) $= 5{,}99$.

— Aux stades 2-3 : douze mesures réparties en quatre classes (fig. 6*b*)

$\rho = 0{,}949 \quad n = 1{,}24 \quad K = 1{,}09$ mg/g
F calculé $= 0{,}020 < F$ (5 p. 100) $= 4{,}07$.

— Aux stades 4-5 : vingt-quatre mesures réparties en quatre classes (fig. 6*c*)

$\rho = 0{,}806 \quad n = 0{,}90 \quad K = 1{,}23$ mg/g
F calculé $= 1{,}37 < F$ (5 p. 100) $= 3{,}10$.

L'hypothèse d'un mécanisme de type enzymatique n'est donc pas à rejeter. La constante d'affinité K est cinq fois plus faible chez les larves du 1er stade que lors des stades suivants, ce qui traduit une plus grande affinité du « système perméasique » pour l'acide ASC. L'ordre de réaction au 1er stade est également très différent des valeurs observées chez les larves plus âgées, ce qui évoque la possibilité d'un autre type de mécanisme de « transfert ». Enfin, l'abaissement de concentration larvaire

constaté aux stades 4-5 pour les fortes teneurs du milieu, pourrait être assimilé à un début d'« inhibition par excès de substrat ».

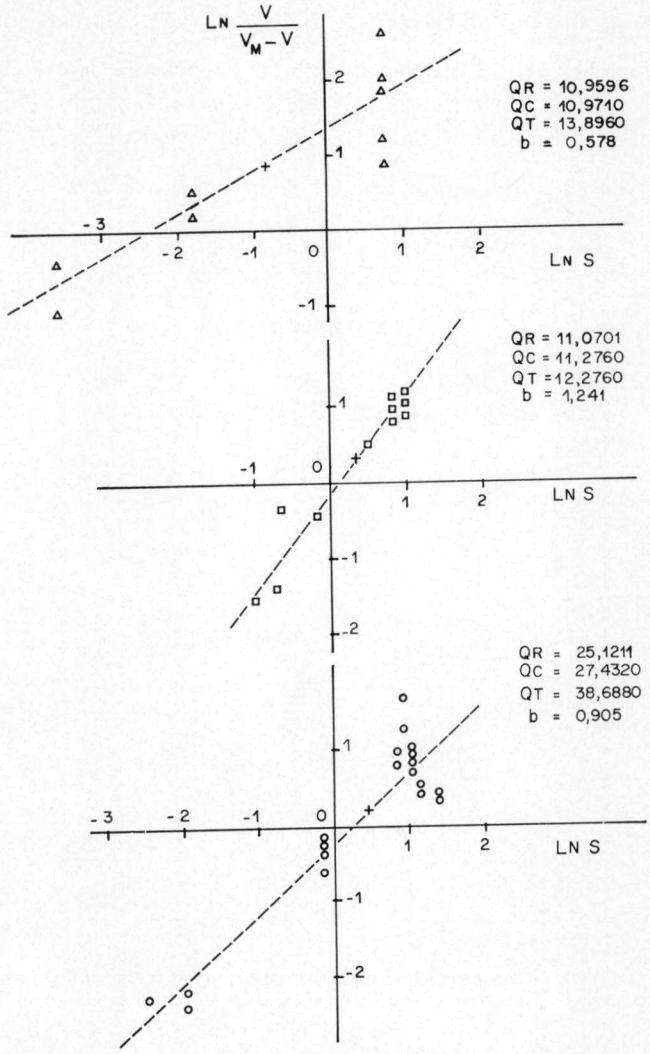


FIG. 6. — *Interprétation des variations de concentrations larvaires en acide ASC en fonction de celles du milieu considéré comme substrat* (S) *selon le système de coordonnées de Hill relatif à une réaction enzymatique d'ordre* n.

a) 1er stade (Δ) ; *b*) stades 2-3 (□) ; *c*) stades 4-5 (○).

b) Interprétation des variations de teneur en acide ascorbique des déjections (R) en fonction de celles du milieu (S).

L'examen des données numériques a montré qu'une relation peut-être observée entre R, S et C lorsque ces paramètres sont analysés de façon concomitante, et plus précisément, que la perte d'ASC après transit intestinal (donnée par S-R) est proportionnelle à la concentration intracellulaire des larves :

L'hypothèse d'une relation linéaire du type :

$$(S - R) = P.C + \varepsilon \qquad (VII)$$

a été examinée à titre indicatif avec les résultats suivants, illustrés par la figure 7.

— Au 1er stade : N = 8 couples de données répartis en quatre classes (fig. 7*a*)

$\rho = 0{,}771 \qquad p = 2{,}284 \qquad \varepsilon = -0{,}371$
F calculé $= 3.10^{-4}$ F (5 p. 100) = 6,04

— Aux stades 2-3 : N = dix couples de données répartis en quatre classes (fig. 7*b*)

$\rho = 0{,}784 \qquad p = 3{,}375 \qquad \varepsilon = -0{,}235$
F calculé = 0,858 F (5 p. 100) = 5,14

— Aux stades 4-5 : N = quinze couples de données répartis en quatre classes (fig. 7*c*)

$\rho = 0{,}86 \qquad p = 5{,}386 \qquad \varepsilon = -0{,}408$
F calculé = 4,25 F (2,5 p. 100) = 5,26

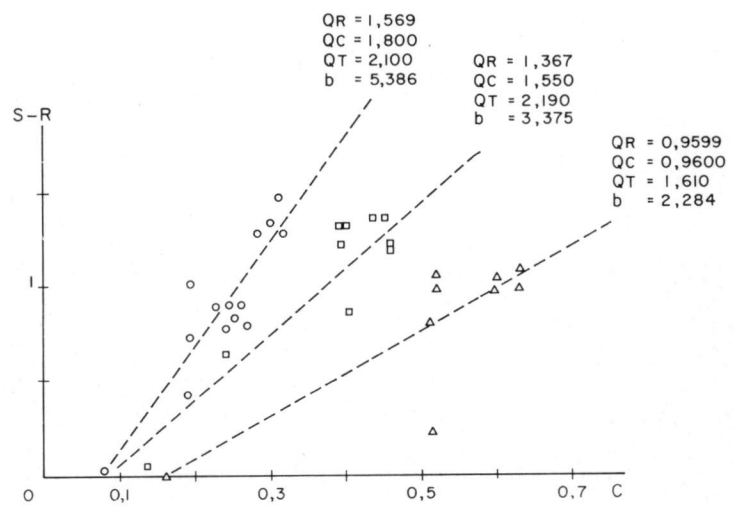


FIG. 7. — *Variations de la perte d'acide ASC après le transit* (S-R) *en fonction de la concentration intra-corporelle des larves* (C) (Expression en mg/g.)
1er stade : (Δ) ; stades 2-3 (□) ; stades 4-5 (○).

Ces résultats peuvent maintenant permettre d'établir une équation traduisant les variations de R en fonction de S, en tenant compte de l'équation (VII), et de l'équation (V) qui s'écrit, en remplaçant V par C — Co après 48 h :

$$C = Co + \frac{(C_M - Co)\, S^n}{K + S^n}$$

il vient :

$$R = S - P\,(C_M - Co) \cdot \frac{S^n}{K + S^n} - (\varepsilon + p\,Co) \qquad (VIII)$$

ce qui se traduit aux trois stades étudiés par les formules suivantes :

— 1er stade :

$$R = S - 1{,}14 \frac{S^{0{,}58}}{0{,}26 + S^{0{,}58}} (+ 0{,}005)$$

— Stades 2-3 :

$$R = S - 1{,}45 \frac{S^{1{,}24}}{1{,}09 + S^{1{,}24}} (+ 0{,}009)$$

— Stades 4-5 :

$$R = S - 1{,}81 \frac{S^{0{,}9}}{1{,}23 + S^{0{,}9}} (+ 0{,}05).$$

Le calcul montre ainsi que l'expression $(\varepsilon + p\,Co) \simeq 0$, ce qui permet de corriger l'équation VII :

$$(S - R) = pC + \varepsilon \quad \text{avec } \varepsilon = - p\,Co$$

soit : $(S - R) = p(C - Co)$: les droites passent alors par l'origine.

Les équations des courbes $R = f(S)$ ont permis de calculer les points théoriques R_c correspondant aux valeurs réelles observées R_0 pour chacune des mesures de S : la comparaison des courbes théoriques et expérimentales est illustrée par la figure 8.

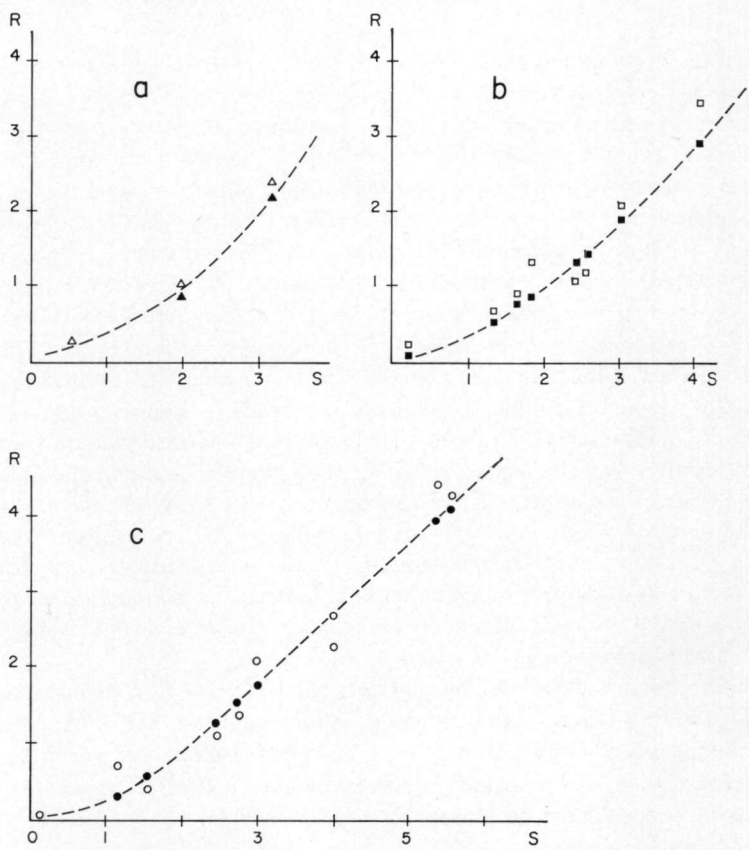


FIG. 8. — *Comparaison des valeurs observées et calculées de la teneur des déjections en ASC* (R) *en fonction de celles du milieu nutritif* (S) (*mg/g*) : *représentation des points moyens.*

a) 1er stade (Δ) ; *b*) stades 2-3 (□) ; *c*) stades 4-5 (○). Les valeurs observées sont figurées en blanc et les valeurs théoriques correspondantes en noir.

S'agissant de variables quantitatives et non de distributions, les valeurs observées et calculées n'ont pu être comparées au moyen de χ^2, mais la corrélation entre R_0 et R_c peut témoigner de leur identité :

Les calculs ont donné les résultats suivants, basés sur la relation : $R_0 = b.R_c + a$, de sorte que si $R_0 = R_c$: $b = 1$ et $a = 0$.

— Au 1er stade : N = 11 couples de données (fig. 8*a*) :

corrélation : $\rho = 0{,}904$ $b_{0/c} = 1{,}09$ $a = -0{,}1$

— Aux stades 2-3 : N = 20 couples de données (fig. 8*b*) :

corrélation : $\rho = 0{,}942$ $b_{0/c} = 1{,}16$ $a = -0{,}05$

— Aux stades 4-5 : N = 30 couples de données (fig. 8*b*) :

corrélation : $\rho = 0{,}964$ $b_{0/c} = 0{,}99$ $a = 0{,}09$.

Conclusion

L'ensemble des mesures effectuées tend à confirmer l'hypothèse d'une importance plus grande de l'acide ascorbique chez les jeunes larves que chez les larves âgées : avec le temps, la concentration intra-larvaire diminue, de même que la perte subie par le milieu au cours du transit. Cela pourrait se répercuter au niveau d'autres substances liées à l'acide ascorbique et présentant un rôle nutritif important chez l'insecte : ainsi, Kaul et Saxena (1975) ont observé chez des coléoptères une économie de pantothénate sous l'effet de la vitamine C ; d'autre part, l'acide ascorbique pourrait intervenir dans la fixation et le transport d'acides aminés (Orillard, 1973) et son action commence à être connue, chez les mammifères, sur le métabolisme du cholestérol (Ginter, 1972) et sur la cholestérolémie (Fujinami, 1974) (Froese *et al.*, 1975).

La richesse du milieu exerce également un rôle important avec toutefois une limite voisine de 2,5 mg par g au-delà de laquelle les larves ne dépassent pas une teneur intra-corporelle maximale. Compte-tenu de la vitesse de dégradation de l'acide ascorbique dans les milieux, cette teneur est rapidement atteinte, ce qui explique les valeurs optimales un peu plus élevées (4 à 5 mg par g) données par la littérature. Il resterait à connaître d'une part l'influence biochimique réelle sur les larves d'un excès d'acide ascorbique et, d'autre part, le rôle exact de l'acide déhydroascorbique dont il a pu subsister parfois des traces dans les milieux, en particulier lorsque les concentrations d'ASC choisies étaient peu éloignées des concentrations maximales initiales. Ces deux points font précisément l'objet de travaux en cours.

Les différentes équations établies au cours de cette série d'expériences permettent de rendre compte de façon significative de l'allure générale des phénomènes observés ; cependant il serait imprudent de tirer de chacune d'elle une véritable signification physiologique, et leur principal mérite est de nous mettre sur la voie de nouvelles hypothèses se rapprochant de plus en plus de la réalité.

Reçu pour publication en septembre 1977.

Summary

Ascorbic acid in the nutrition of Chilo suppressalis *WLK. (Lepid., Pyralidae, Crambinae)*

Investigations on the importance of ascorbic acid (ASC) in larvae of *Chilo suppressalis* fed on artificial medium gave the following results :

1. The intra-corporeal concentration of ASC decreases in larvae proportionnaly to their age or to the square root of their weight.

2. At each developmental stage, the incorporation of ASC into the larvae increases according to the ASC level of the medium, but without exceeding an upper limit value. The fact can be significantly interpreted as result of the action of an enzymatic (permeasic) system on the ASC contained in the nutritive medium considered as substrate. The reaction parameters (determined according to the Hill plot), depend on the larval stages. The affinity between the permeasic system and the ASC of the medium is 4 times higher in the 1st instar larvae than in further instars.

3. In the larval dejections it remains an ASC concentration which increases according to the ASC level of the nutritive medium ; the loss of ASC after intestinal transit is linear function of the intra-corporeal level of ASC in the larvae. A theoretical determination of the equations of the graphic curves illustrating these phenomenons has been attempted : the calculated parameters differ from one to another developmental stage.

The whole results show that ASC could be more important in the 1st instars larvae than in further developmental stages.

Références bibliographiques

BOUNIAS M., 1972*a*. Bilan d'une première confrontation avec le problème de la pyrale du riz en Camargue (*Chilo suppressalis* WLK.) (Lepid., Pyralidae : Crambinae). *Rapport INRA*, 25 p., 12 réf. bibl.

BOUNIAS M., 1972*b*. Influence de la température sur le développement de la Pyrale du Riz (*Chilo suppressalis* WLK.) en élevage sur milieu artificiel. (Lepid., Pyralidae : Crambinae). *Rapport INRA*, 13 pp., 10 réf. bibl.

BOUNIAS M., BONNOT G., 1976. Dégradation oxydative de l'acide ascorbique dans les milieux d'alimentation artificielle de lépidoptères phytophages. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **8,** 481-492.

BOUNIAS M., 1978. Paramètres cinétiques d'oxydation de l'acide ascorbique par l'eau oxygénée *in vitro*. Application à la préparation de l'acide déhydroascorbique pour l'étude de la nutrition artificielle de Lépidoptères phytophages. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **10** (sous presse).

CHIPPENDALE G.-M., BECK S.-D., 1964. Nutrition of the European corn Borer *Ostrinia nubilalis* (Hübn.) V Ascorbic acid as the corn leaf factor. *Entomologia Exp. Appl.*, **7,** 241-248.

CHIPPENDALE G.-M., 1975. Ascorbic acid : an essential nutrient for a plant-feeding insect, *Diatraea grandiosella*. *J. Nutrit.*, **105,** 499-507.

DADD R.-H., 1957. Ascorbic acid and carotene in the nutrition of the desert locusts. *Nature*, **179,** 427-428.

DADD R. H., KRIEGER D.-L., MITTLER T.-E., 1967. Studies on the artificial feeding of the Aphid *Myzus persicae* (Sulzer). IV — Requirements for water-soluble vitamins and ascorbic acid. *J. Insect Physiol.*, **13,** 249-272.

FROESE P., LEIPNITZ W., SCHOLZ A., 1975. Effect of ascorbic acid on the hypercholesterolemia in experimental cholestasis and aminonucleoside nephrosis. *Res. Exp. Med.*, **165,** 135-140.

FUJINAMI T., OKADO K., 1974. Experimental atherosclerosis due to ascorbic acid deficiency. *Atheroscl., Proc. Int. Symp.* 3rd, 1973, 326-329.

GEHLER J., KUEBLER W., 1970. Distribution studies with intravenously perfused ascorbic acid. *Int. Z. Vitamin forsch.*, **40,** 454-464.

GINTER E., 1972. Role of ascorbic acid in cholesterol metabolism. *Vop. Pitan.*, **6,** 25-32 (en Russe).

GOZIN A.-A., 1972. Chemical composition of *Artemisia absinthium* (commun wormwood) growing in the Smolensk Region. *Rast. Resur.*, **8,** 571-573 (en russe).

GUENNELON G., SORIA F., 1973. Mise au point au laboratoire d'un élevage permanent de la Pyrale du riz *Chilo suppressalis* WALKER (lepidoptera Pyralidae) sur milieu artificiel. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **5,** 547-558.

GUPTA S.-D., CHAUDHURI C.-R., CHATTERJEE I.-B., 1972. Incapability of L-ascorbic acid synthesis by insects. *Arch. Biochem. Biophys.*, **152,** 889-890.

ITO T., ARAI N., 1965. Nutrition of the silkworm, *Bombyx mori*. IX. Further studies on the nutritive effects of ascorbic acid. *Bull. Sericic. Exp. Sta. Japan*, **20,** 1-19.

KAUL S., SAXENA S.-C., 1975. Pantothenic acid sparing activity of ascorbic acid in the larval nutrition of *Oryzaephilus* mercator (Coleoptera). *Acta entomol. Bohemoslov.*, **72,** 236-238.

KUEBLER W., GEHLER J., 1970. Kinetics of enteral ascorbic acid absorption. Calculation of absorption processes not proportional to dose. *Int. Z. Vitaminforsch.*, **40,** 442-453.

LEVINSON H.-Z., NAVON A., 1969. Ascorbic acid and unsaturated fatty acids in the nutrition of the Egyptian leafworm, Prodenia litura. *J. Insect. Physiol.*, **15,** 591-595.

MITLIN N., VICKERS D.-H., CALVERT M.-E., 1963. Effect of autoclaving on ascorbic acid, on boll weevil artificial diet. *J. Miss. Acad. Sc.*, **9,** 247.

MOORE I., NAVON A., 1974. Gel texture and stability of ascorbic acid and its salts in a calcium alginate rearing medium for *Spodoptera littoralis*. *Phytoparasitica*, **2,** 53-59.

OKUNTSOV M.-M., RON'ZHINA G. A., SIMONOVA E. I., CHUPAKHIN A., 1970. Role of Chlorophyll and other pigments in the biosynthesis of ascorbic acid in plant leaves. *Vop. Fotosin.*, **2,** 124-136.

ORILLARD G.-A., 1973. Amino acid ascorbates. *Fr. Demande* 2, 217, 002 (6 sept. 1974, Appl. 73, 05 100, 13 févr. 1973) 3 p. (In *chem. Abstr.*, 1974, nº 72174 w.)

PANIC M., FRANKE W., 1971. Effect of 2-4 D. on the ascorbic acid content and the ascorbic acid oxydase activity in bean and wheat leaves after leaf application. *Angew. Bot.*, **45,** 33-45.

PIERRE L.-L., 1962. *Nature, Lond.*, 193, 904.

PRISTAVKO V.-P., DOVZHENOK N. V., 1974. Ascorbic acid influence on larval blood cell number and susceptibility to bacterial and fungal infection in the codling moth, *Laspereysia pomonella* (Lepidoptera : Tortricidae). *J. Invertebr. Pathol.*, **24,** 165-168.

ROCK G.-C., 1967. Aseptic rearing of the codling Moth on Synthetic Diets : Ascorbic acid and Fatty acid requirement. *J. Econ. Entomol.*, **60,** 1002-1005.

VANDERZANT E.-S., RICHARDSON C.-D., 1963. Ascorbic acid in the nutrition of plant-feeding insects. *Science*, **140,** 989-991.

VANDERZANT E. S., 1974. Development, significance and application of artificial diets for insects. *Ann. Rev. Entomol.*, **19,** 139-160.

VANDERZANT E. S., 1975. Effect of heat treatment on the ascorbic acid content of a diet and the effect on development on the tobacco budworm. *J. Econ. Entomol.*, **68,** 375-376.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9.**

Table des matières de l'année 1977

Françoise BEAUVAIS, G. BIWER, P. J. CHARMILLOT. — Essais de piégeage sexuel de *Grapholitha janthinana* Dup., par un mélange d'acétoxy-1 dodécène 8Z et 8E (8Z DDA et 8E DDA).. 457

Y. BOUCHERY. — Le puceron noir de la fève *Aphis fabae* Scop. (Homoptere *Aphididae*) en Alsace : fluctuations de populations sur féverole de printemps en relation avec les facteurs du milieu (température, pluviométrie, aphidiphages, plante-hôte)..... 63

Y. BOUCHERY. — Les pucerons *Aphis fabae* Scop. et *Acyrthosiphon pisum* Harris (Homoptère *Aphididae*) déprédateurs de la féverole de printemps (*Vicia faba* L.) dans le Nord-Est de la France : influence sur le rendement des cultures. Mécanisme de la déprédation..... 99

M. BOUNIAS, G. BONNOT. — L'acide ascorbique dans la nutrition artificielle de *Chilo suppressalis* WLK. (*Lepidoptera, Pyralidae, Crambinae*) 731

R. BOURNOVILLE. — Etude de quelques relations entre le végétal (espèce, variété, stade phénologique) et le puceron du pois *Acyrthosiphon pisum* Harris (*Homoptera Aphididae*) 87

E. BRUNEL, J. C. CANCELA DA FONSECA. — Utilisation des séries chronologiques dans l'étude du cycle biologique et des fluctuations de population de *Psila rosae* Fabr. (Diptères *Psilidae*) 515

E. BRUNEL, J. M. RABASSE. — *Cavariella aegopodii* Scop. (Hom. *Aphididae*) en culture de carotte dans l'Ouest de la France. I. Evolution des populations..... 469

A. CAUDWELL, J. LARRUE. — La production de cicadelles saines et infectieuses pour les épreuves d'infectivité chez les jaunisses à mollicutes des végétaux. L'élevage de *Euscelidius variegatus* KBM et la ponte sur mousse de polyuréthane..... 443

P. J. CHARLES, A. ROQUES. — Observations sur la biologie de *Dioryctria mutatella* Fuchs (*Lepidoptera Phycitidae*), ravageur des pousses et des cônes de pin sylvestre en forêt de Fontainebleau 117

J. L. CHASSE, J. M. LEGAY, A. PAVE. — Le modèle de Volterra-Kostitzin en dynamique des populations. Ajustement et interprétation des paramètres..... 425

R. CHAUVIN. — Sur un appareil très simple permettant d'intégrer les températures de l'air .. 351

Madeleine COULON. — Vers la définition d'un programme de développement larvaire..... 649

D. DEBOUZIE. — Effect of initial population size on *Ceratitis* (*Diptera, Trypetidae*) productivity under limited food conditions..... 367

C. GAGNEPAIN. — Action de la plante-hôte sur la copulation et la maturation ovarienne d'*Oscinella pusilla* Meig..... 383

B. DELOBEL. — Evolution pondérale du parasite *Phyxe caudata* (*Diptera Tachinidae*) au cours de la pupaison et pendant la vie intrapupaire à la suite d'un racourcissement expérimental de la période d'alimentation 507

C. DENIS, J. LE LANNIC. — Les modalités de la vitellogenèse chez les Trichoptères 627

G. FABRES. — Intervention de *Synnematium jonesii* (*Fungi-Imperfecti*) et d'*Aphytis cochereaui* (Hym. *Aphelinidae*) lors d'une pullulation de *Lepidosaphes beckii* (Hom. *Diaspididae*) dans les habitats ombragés de la Nouvelle-Calédonie..... 601

A. FERRAN, M. M. LARROQUE. — Etude des relations hôte-prédateur : la consommation et l'utilisation d'un puceron, *Myzus persicae* Sulz. par les différents stades larvaires de la coccinelle *Semiadalia undecimnotata* Schn. (*Col. Coccinellidae*)..... 665

A. FERRAN, M. M. LARROQUE. — Sur une possibilité d'estimer l'action prédatrice des larves de la coccinelle aphidiphage *Semiadalia* 11 *notata* Schn. (Col. *Coccinellidae*) grâce à la connaissance de leur évolution pondérale..... 691

J. FOURCHE, C. GUILLET, B. CALVEZ, G. BOSQUET. — Le métabolisme énergétique des nymphes de *Pieris brassicae* (Lépidoptères) au cours de la métamorphose et de la diapause. Essai d'établissement d'un bilan..... 51

L. GAUMONT. — L'importance économique des Aphides..... 173

M. HALLAIRE. — Note sur la signification physique et biologique de la mesure..... 353

G. E. HANIOTAKIS, P. CATSOULACOS. — A new chemosterilant for *Dacus oleae* (Gmelin) (Un nouveau chimiostérilisant pour *Dacus oleae*)..... 149

G. E. HANIOTAKIS. — Male olive fly attraction to virgin females in the field (Attraction des mâles de la mouche de l'olive pour les femelles vierges dans la nature)..... 273

G. HANIOTAKIS, N. AVTZIS. — Mortality in *Dacus oleae* (Gmelin) through infection with *Pseudomonas putida* (Mortalité de *Dacus oleae* par infection par *Pseudomonas putida*)..... 299

J. R. LE BERRE, C. ROUSSILHON, Ginette LAUGÉ. — Activité alimentaire d'une souche de *Locusta migratoria* soumise à diverses conditions d'élevage..... 615

J. C. MALAUSA. — Etude écophysiologique de la diapause hivernale chez les adultes de *Chaetocarabus intricatus* L. (*Coleoptera Carabidae*)..... 637

J. C. MALAUSA. — L'élevage des coléoptères *Carabidae* : dans la perspective d'une multiplication de masse..... 497

A. G. MANOUKAS. — Biological characteristics of *Dacus oleae* larvae (*Diptera, Tephritidae*) reared in a basal diet with variable levels of ingredients (Caractéristiques biologiques des larves de *Dacus oleae* (*Diptera, Tephritidae*), élevées sur milieux nutritifs larvaires contenant des composants à concentration variable)..... 141

A. G. MANOUKAS, B. MAZOMENOS. — Effect of antimicrobials upon eggs and larvae of *Dacus oleae* (*Diptera, Tephritidae*) and the use of propionates for larval diet preservation. (Action d'antiseptiques sur les œufs et les larves de *Dacus oleae* (*Diptera, Tephritidae*) et utilisation des propionates pour la conservation des milieux nutritifs larvaires)..... 277

J.-G. POINTEL. — L'appareil génital externe des mâles de trichogrammes (*Hym. Trichogrammatidae*). Etude en microscopie électronique à balayage..... 319

S. POITOUT, R. BUES. — Caractéristiques du développement de *Mamestra oleracea* L. (*Noctuidae, Hadeninae*) en fonction des conditions (température, temps d'éclairement) d'exposition des chenilles. Mise en évidence d'une diapause de type « estival » dans la population de la basse vallée du Rhône..... 211

S. POITOUT, R. BUES. — Etudes comparées des diapauses nymphales estivales existant dans les populations de basse vallée du Rhône de deux *Noctuidae Hadeninae* (*Mamestra brassicae* L., *Mamestra oleracea* L.)..... 225

S. POITOUT, R. BUES. — Quelques aspects génétiques de l'hétérogénéité de manifestation de la diapause estivale dans les populations européennes de deux Lépidoptères *Noctuidae Hadeninae* (*Mamestra oleracea* L. et *Mamestra brassicae* L.)..... 235

J. M. RABASSE, Y. BOUCHERY. — Nouvelles données sur les méthodes d'évaluation des populations de pucerons (*Homoptères,, Aphididae*) : séparation des insectes de leur plante-hôte et dénombrement..... 407

J. M. RABASSE, E. BRUNEL. — *Cavariella aegopodii* Scop. (Hom. *Aphididae*) en culture de carotte dans l'Ouest de la France. II. Régulation naturelle par Aphidiides (Hym.) et entomophthorales..... 481

R. RAHN. — Nouvelles données sur l'influence de facteurs externes (lumière et température) sur le rythme des activités de reproduction chez *A. assectella* (Lep. Plut.) 1

P. RAMOS, M. CAMPOS, J. M. RAMOS. — Bio-écologie des stades de développement de *Prays oleae* Bern. à Grenade (Espagne) (*Lepidoptera, Plutellidae*) 155

H. L. RAYMOND. — Evolution saisonnière des peuplements de taons adultes dans le département des Hautes-Alpes 537

J. RIOM, B. GERBINOT. — Etude biologique et écologique de la Cochenille du pin maritime *Matsucoccus feytaudi*, Ducasse, 1942 (*Coccoidea, Margarodidae, Xylococcinae*) dans le Sud-Est de la France. I. Biologie générale et phénologie 11

J. RIOM, J. P. FABRE. — Etude biologique et écologique de la Cochenille du Pin maritime dans le Sud-Est de la France. II. Régulation du cycle annuel. Comportements des stades mobiles 181

J. RIOM. — Etude biologique et écologique de la cochenille du pin maritime *Matsucoccus feytaudi*, Ducasse 1942 (*Coccoidea, Margarodidae, Xylococcinae*) dans le Sud-Est de la France. III. Structure des populations sur l'arbre 707

J. L. RIVIERE. Action du propoxur sur la reproduction de *Blattella germanica* (L.) 111

R. RIVOAL. — Identification des races biologiques du nématode à kystes des céréales, *Heterodera avenae* Woll., en France 261

J. M. RUDRAUF. — Comportement acoustico-sexuel d'une glossine, *Glossina fuscipes fuscipes* Newstead, 1910 389

P. SAGLIO, C. DESCOINS, Martine GALLOIS, Martine LETTERE, D. JAOUEN, Jacqueline MERCIER. — Etude de la phéromone sexuelle de la cochylis de la vigne *Eupoecilia (Clisia) ambiguella* HB. Lepidoptère *Tortricoidea, Cochylidae* 553

B. SIGWALT, S. MICHELAKIS, V. ALEXANDRAKIS. — L'hivernation de *Dacus oleae* Gmel. (Dipt., *Tephritidae*) à l'état de pupe 287

M. STENGEL, J. VOEGELE, J. W. LEWIS. — Les Trichogrammes. V. b. Survie hivernale de *Trichogramma evanescens* Westw. souche moldave et découverte de *T. cacoeciae* Mar. sur pontes d'*Ostrinia nubilalis* Hübn. dans les conditions agroclimatiques de l'Alsace 313

G. STREBLER. — La régulation des populations de la Cécidomyie des fleurs de la Luzerne (*Contarinia medicaginis* Kieffer) sous l'effet du groupement 343

J. A. TSITSIPIS. — Effect of constant temperatures on the eggs of the olive fruit fly *Dacus oleae* (*Diptera, Tephritidae*) (Effet des températures constantes sur les œufs de la Mouche de l'olive *D. oleae*) 133

Assemblée générale des Zoologistes de l'I.N.R.A. sur le thème « Variabilité des populations ». La Grande Motte, 7-8 octobre 1976 563

Nécrologie 357

Chronique des livres 365

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9.**

Contents of year 1977

Françoise BEAUVAIS, G. BIWER, P. J. CHARMILLOT. — Tests of sex traping of *Grapholitha janthinana* Dup. with a mixture of Z-8 dodecenyl acetate containing 28 p. 100 of its isomer E 457

Y. BOUCHERY. — *Aphis fabae* Scop. (Homoptere *Aphididae*) in Alsace. Populations fluctuations on spring horse bean according to the environmental factors (temperature, rain, natural enemies, host plant) 63

Y. BOUCHERY. — The aphids *Aphis fabae* Scop. and *Acyrthosiphon pisum* Harris (Homoptera, *Aphididae*), pests of *Vicia faba* L. in the north-eastern France : action on the yield, nature of damage 99

M. BOUNIAS, G. BONNOT. — Ascorbic acid in the nutrition of *Chilo suppressalis* WLK. (*Lepid., Pyralidae, Crambinae*) 731

R. BOURNOVILLE. — Study of some relationships between the plant (species, variety, phenological stage) and the pea aphid *Acyrthosiphon pisum* Harris (*Homoptera, Aphididae*) 87

E. BRUNEL, J. P. CANCELA DA FONSECA. — Utilization of the time series in the study of the life cycle and the fluctuation of populations of the *Psila rosae* (Carrot fly) 515

E. BRUNEL, J. M. RABASSE. — *Cavariella aegopodii* Scop (Hom. *Aphididae*) on carrots in western France. I. — Annual evolution of the populations 469

A. CAUDWELL, J. LARRUE. — The production of healthy and infectious leafhoppers for infectivity tests of yellow diseases of plants associated with mollicutes. Breeding of *Euscelidius variegatus* KBM and egg laying in polyurethane foam 443

P. J. CHARLES, A. ROQUES. — Notes on the biology of *Dioryctria mutatella* Fuchs (*Lepidoptera, Phycitidae*), an enemy of shoots and cones of scotch pine in Fontainebleau forest 117

J. L. CHASSE, J. M. LEGAY, A. PAVE. — Volterra-Kostitzin model. Fitting and interpretation of parametres. Biological examples 543

R. CHAUVIN. — An apparatus for air temperature integration 351

Madeleine COULON. — Towards the definition of a program of larval development 649

D. DEBOUZIE. — Effect of initial population size on *Ceratitis*, (*Diptera, Trypetidae*) productivity under limited food conditions 367

C. GAGNEPAIN. — Action of the host-plant on mating and ovary maturation of *Oscinella pusilla* Meig. 383

B. DELOBEL. — The ponderal evolution of the parasite *Phryxe caudata* (*Diptera Tachinidae*) during pupation and during the intrapupa life after an experimental shorting of the feeding period 876

C. DENIS, J. LE LANNIC. — Vitellogenesis modalities in *Trichoptera* 627

G. FABRES. — Complementary intervention of an entomogenous fungus and an hymenopterous parasite for the control of *Lepidosaphes beckii* (Hom. *Diaspididae*) in New-Caledonian shadow habitats 601

A. FERRAN, MM. LARROQUE. — Study of the host predator relationships : absorption and utilisation of an aphis, *Myzus persicae* Sulz. by the different larval instars of the Coccinella *Semiadalia undecimnotata* Schn. (Col. *Coccinellidae*) 661

A. FERRAN, M. M. LARROQUE. — How to estimate the predatory effect of the larvae of the Aphidophagous *Coccinella Semiadalhia 11 Notata* Schn. (Col. *Coccinellidae*) by knowing the evolution of their weight 691

J. FOURCHE, C. GUILLET, B. CALVEZ, G. BOSQUET. — The energetic metabolism of the pupae of *Pieris brassicae* (*Lepidoptera*) during metamorphosis and diapause. Attempt to establish a balance 51

L. GAUMONT. — The economic importance of Aphids 173

M. HALLAIRE. — The signification of measurement 353

G. E. HANIOTAKIS, P. CATSOULACOS. — A new chemosterilant for *Dacus oleae* (Gmelin) 149

G. E. HANIOTAKIS. — Male olive fly attraction to virgin females in the field 273

G. E. HANIOTAKIS, N. AVTZIS. — Mortality in *Dacus oleae* (Gmelin) through infection with *Pseudomonas putida* 299

J. R. LE BERRE, C. ROUSSILHON, Ginette LAUGE. — Feeding activity of a strain of *Locusta migratoria* reared under varied conditions 615

J. C. MALAUSA. — Ecophysiological study of imaginal diapause in *Chaetocarabus intricatus* L. (*Coleoptera Carabidae*) 111

J. C. MALAUSA. — The rearing of *Carabidae* : outlook on mass rearing 213

A. G. MANOUKAS. — Biological characteristics of *Dacus oleae* larvae (*Diptera, Tephritidae*) reared in a basal diet with variable levels of ingredients 141

A. G. MANOUKAS, B. MAZOMENOS. — Effect of antimicrobials upon eggs and larvae of *Dacus oleae* (*Diptera. Tephritidae*) and the use of propionates for larval diet preservation 277

J.-G. POINTEL. — Study of the external genital organ of the *Trichogramma's* males with a scanning electronic microscope 319

S. POITOUT, R. BUES. — The development of *Mamestra oleracea* (*Noctuidae, Hadeninae*) : Characteristics depending from larval rearing conditions (temperature, lighting time). Evidence of a summer type diapause in the Rhone's low valley population 211

S. POITOUT, R. BUES. — Comparative study of the nymphal summer diapauses existing in the Rhone's low valley populations of two *Noctuidae Hadeninae* (*Mamestra brassicae* L., *Mamestra oleracea* L.) 225

S. POITOUT, R. BUES. — Some genetical aspects of the heterogeneity in the summer diapause manifestation among the european populations of two Lepidoptera *Noctuidae Hadeninae* (*Mamestra oleraceae* L. and *Mamestra brassicae* L.) 235

J. M. RABASSE, Y. BOUCHERY. — New data on the evaluation methods of the Aphididae populations : extraction techniques of aphids from plant and counting techniques 407

J. M. RABASSE, E. BRUNEL. — *Cavariella aegopodii* Scop (Hom. *Aphididae*) on carrots in Western France. II. Natural control by parasites (Hym. *Aphidiidae*) and fungi (*Entomophthora* Spp.) ... 481

R. RAHN. — Variation of the time of sexual activity of *A. assectella* during the night in relation with temperature 1

P. RAMOS, M. CAMPOS, J. M. RAMOS. — Bio-ecology of the development stages of *Prays oleae* Bern., in Granada (Spain) (*Lepidoptera, Plutellidae*) 155

H. L. RAYMOND. — The seasonal evolution of adult gad-fly groups in the Department Hautes-Alpes (France) 537

J. RIOM, B. GERBINOT. — Biological and ecological study of *Matsucoccus feytaudi*, Ducasse, 1942 (*Coccoidea, Margarodidae, Xylococcinae*) in the south-east of France. General biology and phenology 11

J. RIOM, J. P. FABRE. — Behaviour of *Matsucoccus feytaudi* Duc 181

J. RIOM. — Structure of *M. feytaudi* populations 707

J. L. RIVIERE. — Effect of propoxur on the reproduction of *Blattella germanica* L. 111

R. RIVOAL. — Identification of biological races of *Heterodera avenae* Woll. in France 261

J. M. RUDRAUF. — Acoustic and sexual behaviour of *Glossina fuscipes fuscipes* Newstead 1910 111

P. SAGLIO, C. DESCOINS, Martine GALLOIS, Martine LETTERE, D. JAOUEN and Jacqueline MERCIER : Study of the sex pheromone of *Eupoecilia* (*Clysia*) *ambiguella* Hb. *Lepidoptera Tortricoidea, Cochylidae* 444

B. SIGWALT, S. MICHELAKIS, V. ALEXANDRAKIS. — Over-wintering of *Dacus oleae* Gmel. in pupal stage 287

M. STENGEL, J. VOEGELE, J. W. LEWIS. — *Trichogramma*, V. b. Winter survival of *Trichogramma evanescens* Westw. moldavian strain and discovery of T. *cacoeciae* Mar. on egg layings of *Ostrinia nubilalis* Hübn. under the agro-climatic conditions of Alsace 313

G. STREBLER. — The regulation of Lucerne flower midge (*Contarinia medicaginis* Kieffer) population under overcrowding 343

J. A. TSITSIPIS. — Effect of constant temperatures on the eggs of the olive fruit fly, *Dacus oleae* (*Diptera, Tephritidae*) 133

General assembly of the I.N.R.A. Zoologists on the « Variability of populations ». La Grande Motte, October 7-8, 1976 563

Necrology 357

Books review 365

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire* : il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs*, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de ... ; — *le nom de l'établissement*, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) *résumé* (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusions* ; f) *titre et résumé* anglais ou destinés à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborateurs, les fonds, les dons... ; h) *références bibliographiques*.

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français *très complet*. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (DUFONT et DUVAL, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le(s) nom(s) de(s) auteur(s) suivi(s) des initiales du (des) prénom(s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) ; le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit *à l'état définitif* soit *à l'état de projets*, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des *Annales* est : 12,5 × 19 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos : 9 × 12 ; 4 photos : 9 × 5,5 ; 6 photos : 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité pour les tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. BILIOTTI, Centre national de Recherches agronomiques, 78000 Versailles, France. On demande deux exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction, à cette même adresse.

Le Directeur de la publication : M.-L. CAGNAC

Imprimerie JOUVE, 17, rue du Louvre, 75001 Paris. — 4-1978

Dépôt légal : 2e trimestre 1978. N° d'impression : 25023

CPPAP n° 47721

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

PÉRIODIQUES

TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1978	France	Étranger	Le N°
ANNALES AGRONOMIQUES, 6 nos par an	287 F	315 F	69 F
ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES, 6 nos par an	287 F	315 F	69 F
ANNALES DE PHYTOPATHOLOGIE, 4 nos par an	254 F	281 F	90 F
ANNALES DE ZOOLOGIE-ÉCOLOGIE ANIMALE, 4 nos par an	254 F	281 F	90 F
ANNALES DE ZOOTECHNIE, 4 nos par an	254 F	281 F	90 F
ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE, 4 nos par an	223 F	247 F	69 F
ANNALES DES SCIENCES FORESTIÈRES, 4 nos par an	223 F	247 F	69 F
ANNALES DE GÉNÉTIQUE ET DE SÉLECTION ANIMALE, 4 nos par an	254 F	281 F	85 F
ANNALES DE RECHERCHES VÉTÉRINAIRES, 4 nos par an	254 F	281 F	90 F
ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIOPHYSIQUE, 6 nos par an (1)	300 F	330 F	65 F
ANNALES D'HYDROBIOLOGIE (2)			

(1) Les abonnements aux *Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique* doivent être adressés à : « Secrétariat des A. B. A. B. B., I. N. R. A., 78350 JOUY-EN-JOSAS ».

(2) *Les Annales d'Hydrobiologie* cessent de paraître à partir de 1978.

APIDOLOGIE, 4 nos par an — Abonnement : France : 64 F — Étranger sauf R. F. A. : 75 F
— Le numéro : France : 21 F — Étranger sauf R. F. A. : 27 F

DERNIERS OUVRAGES PARUS

Flore illustrée des Phanérogames de Guadeloupe et de la Martinique, par **J. Fournet.**
1652 p., 1978 ..... **300,00 F**

Les Rongeurs de France. Faunistique et Biologie, par **H. Le Louarn** et **M.-C. Saint-Girons.**
164 p., 1977 ..... **80,00 F**

Carte pédologique de France à 1/100 000. Privas N-19 et notice explicative, par **M. Bornand, J.-P. Legros, J. Moinereau.**
254 p. et une carte, 1977 ..... **53,50 F**

Carte pédologique de France à 1/100 000. Dijon O-12 et notice explicative, par **J. Chrétien.**
218 p. et une carte, 1977 ..... **53,50 F**

Carte pédologique de France à 1/100 000. Condon H-21 et notice explicative, par **J. Séguy.**
152 p. et une carte, 1975 ..... **53,50 F**

Carte pédologique de France à 1/100 000. Angoulême H-16 et notice explicative, par **G. Callot.**
171 p. et une carte, 1975 ..... **53,50 F**

Carte pédologique de France à 1/100 000. Moulins L-14 et notice explicative, par **J. C. Favrot.**
177 p. et une carte, 1974 ..... **53,50 F**

Carte pédologique de France à 1/100 000. Toulon P-23 et notice explicative, par **J. Portier.**
107 p. et une carte, 1974 ..... **53,50 F**

Journées d'information sur l'alimentation azotée des animaux, Paris, 21-22 novembre 1973.
141 p., 1974 ..... **52,00 F**

L'I. N. R. A. au service des Industries agricoles et alimentaires. Inventaire des Recherches.
266 p., 1974 ..... **35,00 F**

Symposium international sur la conservation des grains récoltés humides, Paris, 5-10 mars 1973.
762 p., 1973 ..... **150,00 F**

Le Pois. Etude génétique des caractères, classification, caractéristiques variétales portant sur les variétés inscrites au catalogue officiel français, par **R. Cousin.**
111 p. et 140 fiches, 1974 ..... **150,00 F**

Contribution à l'étude de la Faune de France. Systématique de la tribu des Scymnini (Coccinellidae), par **J. M. Gourreau.**
223 p., 1974 ..... **85,00 F**

Les arbres et arbrisseaux acclimatés en région méditerranéenne française. Catalogue commenté, par **P. Augé, P. Allemand, R. Hamès.**
144 p., 1973 ..... **58,85 F**

Colloque sur l'ovogenèse et la folliculogenèse, Nouzilly, 14-16 déc. 1972.
258 p., 1973 ..... **120,00 F**

Protoplastes et fusion de cellules somatiques végétales, Versailles, 11-15 septembre 1972. Coédition INRA-CNRS.
549 p., 1973 ..... **160,50 F**

Recherches acridiennes à Madagascar.
262 p., 1972 ..... **80,00 F**

IVe Conférence du groupe international d'étude des virus et des maladies à virus de la vigne, Colmar 16-18 juin 1970.
211 p., 1972 ..... **60,00 F**

Les demandes d'abonnements et les commandes doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut national de la Recherche agronomique, route de Saint-Cyr, 78000 Versailles.
Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications de l'I. N. R. A., par virement postal à son compte courant : 9064-43 Paris, sans mentionner d'adresse, ou par bons U. N. E. S. C. O.
Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles.

Ann. Zool. Ecol. anim., 1977, **9** (4).

Table des matières

G. FABRES. — Intervention de *Synnematium jonesii* (*Fungi-Imperfecti*) et d'*Aphytis cochereaui* (Hym. *Aphelinidae*) lors d'une pullulation de *Lepidosaphes beckii* (Hom. *Diaspididae*) dans les habitats ombragés de la Nouvelle-Calédonie 601

J. R. LE BERRE, C. ROUSSILHON et Ginette LAUGÉ. — Activité alimentaire d'une souche de *Locusta migratoria* soumise à diverses conditions d'élevage 615

C. DENIS, J. LE LANNIC. — Les modalités de la vitellogenèse chez les Trichoptères 627

J. C. MALAUSA. — Etude écophysiologique de la diapause hivernale chez les adultes de *Chaetocarabus intricatus* L. (*Coleoptera Carabidae*) 637

Madeleine COULON. — Vers la définition d'un programme de développement larvaire 649

A. FERRAN, M. M. LARROQUE. — Etude des relations hôte-prédateur : la consommation et l'utilisation d'un puceron, *Myzus persicae* Sulz. par les différents stades larvaires de la Coccinelle *Semiadalia undecimnotata* Schn. (Col. *Coccinellidae*) 665

A. FERRAN, M. M. LARROQUE. — Sur une possibilité d'estimer l'action prédatrice des larves de la coccinelle aphidiphage *Semiadalia* 11 *notata* Schn. (Col. *Coccinellidae*) grâce à la connaissance de leur évolution pondérale 693

J. RIOM. — Etude biologique et écologique de la Cochenille du pin maritime *Matsucoccus feytaudi*, Ducasse 1942 (*Coccoidea, Margarodidae, Xylococcinae*) dans le Sud-Est de la France. III. — Structure des populations sur l'arbre 709

M. BOUNIAS, G. BONNOT. — L'acide ascorbique dans la nutrition artificielle de *Chilo suppressalis* WLK. (*Lepidoptera, Pyralidae, Crambinae*) 733

Contents

G. FABRES. — Complementary intervention of an entomogenous fungus and an hymenopterous parasite for the control of *Lepidosaphes beckii* (Hom. *Diaspididae*) in New-Caledonian shadow habitats 601

J. R. LE BERRE, C. ROUSSILHON et Ginette LAUGÉ. — Feeding activity of a strain of *Locusta migratoria* reared under varied conditions 615

C. DENIS, J. LE LANNIC. — Vitellogenesis modalities in *Trichoptera* 627

J. C. MALAUSA. — Ecophysiological study of imaginal diapause in *Chaetocarabus intricatus* L. (*Coleoptera Carabidae*) 637

Madeleine COULON. — Towards the definition of a program of larval development 649

A. FERRAN, M. M. LARROQUE. — Study of the host-predator relationships : Absorption and utilisation of an aphid, *Myzus persicae* Sulz. by the different larval instars of the Coccinella *Semiadalia undecimnotata* Schn. (Col. *Coccinellidae*) 665

A. FERRAN, M. M. LARROQUE. — How to estimate the predatory effect of the larvae of the Aphidophagous *Coccinella Semiadalia* 11 *notata* Schn. (Col. *Coccinellidae*) by knowing the evolution of their weight 693

J. RIOM. — Structure of *M. feytaudi* populations 709

M. BOUNIAS, G. BONNOT. — Ascorbic acid in the nutrition of *Chilo suppressalis* WLK. (*Lepid., Pyralidae, Crambinae*) 733

Les Annales de Zoologie-Ecologie animale figurent dans Current Contents

I.N. 7.036.028.5